АКАДЕМИЯ НАУК СССР

COMMONWEALTH INST.
ENTOMOLOGY LIBRARY
23 SEP 1955
SERIAL Eu.447
SEPARATE

R EXI

ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

том XXXIV, вып. 4

ИЗДАТЕЛЬСТВО АКАДЕМИИ НАУК СССР
МОСКВА ☆ 1955

ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

ОСНОВАН АКАД. А. Н. СЕВЕРЦОВЫМ

РЕДАКЦИЯ:

Акад. Е. Н. ПАВЛОВСКИЙ (главный редактор), К. В. АРНОЛЬДИ (зам. главного редактора), Л. Б. ЛЕВИНСОН (ответственный секретарь), Б. С. ВИНОГРАДОВ, чл.-корр. АН СССР В. А. ГОНЕЛЬ, В. И. ЖАДИН, чл.-корр. АН СССР Л. А. ЗЕНКЕВИЧ, Б. С. МАТВЕЕВ, чл.-корр. АН СССР Г. В. НИКОЛЬСКИЙ, А. А. СТРЕЛКОВ

1955

ТОМ XXXIV июль — август ВЫПУСК 4

Адрес редакции:
Москва Б-64, Подсосенский пер., д. 21,
Издательство Академии наук СССР,
Редакция «Зоологического журнала»

ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

ТОМ XXXIV 1955 ВЫП. 4

ИСТОРИЯ ЗООЛОГИЧЕСКИХ НАУК В МОСКОВСКОМ УНИВЕРСИТЕТЕ ЗА ДВЕСТИ ЛЕТ (1755—1955)

Б. С. МАТВЕЕВ

Кафедра зоологии и сравнительной анатомии позвоночных
МГУ им. М. В. Ломоносова

25 апреля (7 мая по н. ст.) 1755 г. Москва в течение целых суток праздновала общенародным пиром и иллюминацией начало занятий в первом в России Московском университете, основанном по инициативе великого гения русской культуры М. В. Ломоносова.

7 мая 1955 г. Московский государственный университет им. М. В. Ломоносова в новом здании на Ленинских горах праздновал 200-летие основания первого русского университета.

Знаменательная дата обязывает нас, старых работников Московского университета, напомнить советской общественности об основных вехах и направлениях деятельности нашего старейшего рассадника науки и культуры. В настоящей статье я хочу изложить историю зоологических наук в Московском университете и, как сухой летописец-историк, в качестве исторической справки собрать в одно целое перечень имен главнейших деятелей зоологических кафедр, чтобы показать, в какой последовательности развивались школы московских зоологов и какую роль они сыграли в развитии отечественной науки.

Первые русские профессоры Московского университета — М. И. Афонин (1770—1778), И. А. Сибирский (1777—1783), Ф. Г. Политковский (1778—1788), А. А. Антонский-Прокопович (1788—1804) читали общий курс натуральной истории, который заключал в себе все разделы естествознания. Этот период в жизни университета характеризуется постепенным освоением достижений западноевропейской науки. Характерным памятником этой эпохи является десятитомное издание А. А. Антонского — «Магазин натуральной истории, физики и химии, или новое собрание материй, принадлежащих этим трем наукам, заключающим в себе важные любопытные предметы оных, равно как и употребление премногих из них во врачебной науке, в экономике, земледелии, искусствах и художествах». Это был сборник переводных статей из разных заграничных изданий.

Новый этап в развитии зоологии в Московском университете связан с именем Г. И. Фишера фон Вальдгейма (1771—1833) — основателя Зоологического музея и Московского общества испытателей природы, автора первого непереводного учебника зоологии и 262 самостоятельных работ, посвященных систематике и анатомии беспозвоночных животных, как современных, так и ископаемых.

С 1805 г. начинается расчленение преподавания биологии на отдельные курсы: зоологию и ботанику читал А. А. Антонский, а натуральную историю и сравнительную анатомию — Г. И. Фишер фон Вальдгейм и далее его преемники — А. Г. Фишер, А. А. Ловецкий (1787—1840), Г. Е. Щуровский (1792—1844), И. Т. Глебов (1806—1884) и, наконец, К. Ф. Рулье (1814—1858). Деятельность московских профессоров этой эпохи чрезвычайно характерно отражает передовые идеи сороковых годов про-

шлого века. Деятели Московского университета воспитывались под влиянием главы московских натурфилософов М. Г. Павлова и его учеников — Н. В. Станкевича, Г. Н. Грановского, А. И. Герцена и Н. П. Огарева, проникнутых идеями диалектической философии Гегеля. Героем этой эпохи считался «шеллингианец», «гегелианец» — вечный спорщик по общим вопросам, участник московских кружков, мечтатель, пытающийся в спорах построить свое мировоззрение. Московские профессоры проповедовали идею «вечного движения» и «изменяемости природы» задолго до появления в свет учения Дарвина. Однако их передовые высказывания, зажигающие умы молодежи, оставались непризнанными в науке, будучи большей частью лишь общими положениями, не обоснованными научными исследованиями.

Наиболее ярким выразителем этого периода в жизни Московского университета является проф. К. Ф. Рулье, который благодаря своим личным трудам и пропаганде передовых идей биологии стал основателем русской московской школы зоологов различных направлений. В последние годы творчеству К. Ф. Рулье посвящен ряд специальных исследований, которые совершенно справедливо характеризуют его как основателя особого экологического направления в зоологии, рассматривающего жизнь организма в единстве с окружающими условиями, т. е. того передового направления, которое получило свое блестящее развитие в трудах И. В. Мичурина.

Ученики К. Ф. Рулье положили основание пяти основным направлениям русской биологии, самобытно, самостоятельно развивающим материалистическое мировоззрение в науке: А. П. Богданов возглавлял Зоологический музей и основал московскую школу зоологов — фаунистов и антропологов; Н. А. Северцов заложил основание русского направления экологии и зоогеографии; Я. А. Борзенков и С. А. Усов развили теоретическое направление в зоологии и сравнительной анатомии позвоночных; И. М. Сеченов всем известен как создатель русской школы физиологов; А. И. Бабухин — основатель русской гистологии.

Первый ученик К. Ф. Рулье — Н. А. Северцов является непосредственным продолжателем дела своего учителя в изучении природы родной страны и ее животного мира в связи с условиями существования. Магистерская диссертация Н. А. Северцова «Периодические явления в жизни зверей, птиц и гад Воронежской губернии» (1855) до настоящего времени является настольной книгою экологов, а его известные путешествия по Средней Азии заслуженно заставляют считать Н. А. Северцова основателем отечественной зоогеографии, а в дальнейшем и первым зоологом-дарвинистом. Его ученики М. А. Мензбир и П. П. Сушкин продолжили в стенах Московского университета развитие московской школы орнитологии и зоогеографии. В настоящее время в МГУ А. Н. Формозов и Н. П. Наумов развивают экологическое направление в зоологии позвоночных, В. Г. Гептнер возглавляет изучение систематики и зоогеографии млекопитающих, Г. П. Дементьев — изучение птиц, Г. В. Никольский — рыб.

А. П. Богданов (1834—1896), второй ученик К. Ф. Рулье, его преемник на кафедре Московского университета и директор Зоологического музея, является создателем громадной школы зоологов фаунистов-систематиков. Основатель Общества любителей естествознания, антропологии и этнографии, Политехнического музея, Общества акклиматизации животных, Московского зоологического сада, А. П. Богданов в течение 30 лет своей педагогической и общественной деятельности в период от 60-х до 90-х годов прошлого века выдвинулся как один из самых крупных профессоров-зоологов, как ученый-организатор, воспитатель многочисленных учеников. А. П. Богданов был исследователем с широко развитой общественной жилкой: его научная деятельность не ограничивалась стенами Московского университета — он проводил большую работу в научных обществах и в Зоологическом саду, созданном им вместе с С. А. Усовым и Я. А. Борзенковым; его увлекало внедрение научных знаний в широкие народные

массы; он развивал направление прикладной зоологии. Напомню имена крупнейших ученых — воспитанников Московского университета и учеников А. П. Богданова: Д. Н. Анучин (Москва), Л. С. Берг (Ленинград), Н. П. Вагнер (Казань), Н. Ю. Зограф (Москва), В. П. Зыков (Москва), Н. К. Зенгер (Москва), Г. А. Кожевников (Москва), А. А. Коротнев (Киев), К. Ф. Кесслер (Киев), В. Н. Корчагин (Москва), Н. М. Кулагин (Москва), П. И. Митрофанов (Варшава, Ростов-на-Дону), Н. В. Насонов (Варшава, Ленинград), Л. П. Сабанеев (Урал), К. А. Сатунин (Кавказ), А. А. Тихомиров (Москва), А. Ф. Федченко (Москва), В. М. Шимкевич (Ленинград).

Старейший ученик А. П. Богданова А. А. Тихомиров лишь кратковременно занимал кафедру зоологии после смерти А. П. Богданова (в 1896—1903 гг.). Зоологам он известен как основоположник шелководства в России, открывший явление искусственного партеногенеза, и воспитатель группы учеников А. П. Богданова, среди которых надо вспомнить нашего крупнейшего ихтиолога и зоогеографа Л. С. Берга (Ленинград), организатора научных основ промыслового дела и охотничьего хозяйства Б. М. Житкова (Москва) и ныне здравствующих — зоолога широкого профиля В. С. Елпатьевского (Саратов) и морфолога-энтомолога Э. Г. Беккера (Москва), в дальнейшем ученика Н. Ю. Зографа.

Другой ученик А. П. Богданова — Г. А. Кожевников (1904—1932), продолжатель его школы в Зоологическом музее университета, получил широкую известность благодаря разработке научных основ пчеловодства и созданию большой школы учеников, развивающих изучение мира животных в самых различных направлениях. Прежде всего здесь необходимо отметить возрождение изучения фауны морей. Еще в 1868 г. А. П. Богданов начал со своими учениками (А. А. Коротневым, Н. К. Зенгером, Н. Ю. Зографом, А. А. Тихомировым, Н. В. Насоновым и др.) изучение и сбор материалов по фауне морей (напомню, что в 1886 г. А. А. Коротневым была основана русская биологическая станция в Филла-Франке на Средиземном море). Крупную исследовательскую деятельность по изучению Черного моря развернул ученик А. П. Богданова — С. А. Зернов, будучи директором Севастопольской биологической станции. Ученики Г. А. Кожевникова — И. И. Месяцев, Л. А. Зенкевич, Я. А. Яшнов, Н. Л. Чугунов, А. А. Шорыгин, В. Г. Богоров и более молодое поколение их учеников — Б. П. Мантейфель, А. Ф. Карпевич, Я. А. Бирштейн, В. И. Зацепин, Г. Г. Абрикосов, Л. Г. Виноградов и др. ведут работу по изучению фауны наших отечественных морей. Особенно много было сделано в советское время. Центром этих исследований явился организованный при кафедре зоологии беспозвоночных в 1920 г. под руководством И. И. Месяцева Морской научный институт (Плавморнин), до 1930 г. помещавшийся в Зоологическом музее. И. И. Месяцев был также организатором-строителем первого советского исследовательского судна «Персей», на котором в течение 20 лет проводились исследования Баренцова, Белого и Карского морей. В дальнейшем Плавморнин выделился в самостоятельный институт, называвшийся Государственным океанографическим, а в настоящее время, после слияния с Центральным институтом рыбного хозяйства (ЦНИРХ), именующийся Всесоюзным институтом рыбного хозяйства и океанографии (ВНИРО). В значительной степени трудами воспитанников МГУ создан Институт океанологии АН СССР, выполнивший в последние годы на судне «Витязь» крупные работы по изучению Тихого океана и, в частности, глубоководной фауны. Капитальная сводка Л. А. Зенкевича «Фауна и биологическая продуктивность моря» (1947) освещает достижения отечественной науки в изучении морей.

Г. А. Кожевников вместе с А. А. Тихомировым, Н. М. Кулагиным, Н. В. Насоновым, А. В. Мартыновым, И. И. Ежиковым, А. А. Костылевым, В. С. Муралевичем продолжили работы московской школы энтомологов. Э. Г. Беккер, Е. С. Смирнов, Н. Н. Плавильщиков, К. В. Арнольди,

Б. Б. Родендорф, А. Н. Желоховцев возглавляют московскую школу энтомологов в настоящее время. Особенно нужно отметить разработку в советское время научных основ борьбы с насекомыми — вредителями сельскохозяйственных и других культур, проводимую Н. М. Кулагиным, З. С. Родионовым, А. А. Захваткиным, Н. С. Семеновой, Е. Х. Золотаревым, А. Б. Ланге и их учениками на кафедре энтомологии Московского университета. Интерес А. П. Богданова и Г. А. Кожевникова к пчеловодству унаследовали их ученики — В. В. Алпатов, П. М. Комаров и Ф. А. Лаврехин. В лаборатории экспериментальной экологии, начиная с 1931 г. В. В. Алпатовым, Н. И. Калабуховым и Г. Ф. Гаузе с группой их учеников велись экспериментальные исследования в самых различных направлениях.

К школе Зоологического музея принадлежит также московская школа териологов, развернувших широкую работу по систематике и экологии млекопитающих. Начало этим исследованиям положили Н. А. Северцов, Л. П. Сабанеев, К. А. Сатунин и Б. М. Житков. Дальнейшая разработка систематики млекопитающих осуществлялась С. И. Огневым, создателем многотомного издания «Звери СССР и прилежащих стран» (1928—1953), и далее Н. А. Бобринским, С. С. Туровым и В. Г. Гептнером. Большая группа учеников Б. М. Житкова (Б. А. Кузнецов, В. И. Цалкин, Н. П. Наумов, С. П. Наумов, Д. М. Вяжлинский, Л. В. Шапошников, Н. П. Лавров, С. С. Фолитарек, И. И. Барабаш, П. А. Свириденко) и ученики С. И. Огнева (А. П. Кузякин, А. Г. Томилин, С. У. Строганов, А. А. Кирпичников и др.) продолжают разработку проблемы систематики млекопитающих в связи с вопросами экологии. В этом же направлении работает А. Г. Банников.

Особое место принадлежит Б. М. Житкову и А. Н. Формозову в развитии экологического направления в зоологии в связи с разработкой вопросов промыслового дела, охотничьего хозяйства, борьбы с грызунами — вредителями сельского, лесного и других отраслей народного хозяйства, где московская школа экологов заняла ведущее положение в установлении прогнозов промыслового урожая объектов охотничьего промысла и нашествия грызунов-вредителей.

С именами С. И. Огнева, А. Н. Формозова, Н. П. Наумова связаны имена большой армии их учеников, разрабатывающих вопросы организации промыслового дела и борьбы с грызунами — вредителями и переносчиками опасных инфекционных заболеваний. Большинство этих лиц являются воспитанниками Московского университета. Наконец, внук Н. А. Северцова С. А. Северцов в стенах Московского университета работал над теоретическими вопросами эволюционной экологии и особенно над проблемой численности животных.

Особое место в школе московских экологов занимает изучение промыслов морского зверя. Уже в советское время развернулась широкая организация промыслов со специальными китобойными судами («Алеут», «Слава» и др.). Эта организация связана с деятельностью зоологов московской школы. Большинство специалистов по морскому зверю являются воспитанниками Московского университета — это С. К. Клумов, В. П. Трюбер, А. С. Нархов, М. М. Слепцов, В. А. Арсеньев, А. Г. Томилин, В. И. Цалкин, В. Г. Гептнер, И. И. Барабаш, С. Е. Клейненберг, С. Земский, А. А. Кирпичников и др.

Развитие московской школы орнитологов шло особыми путями. Работы Н. А. Северцова по изучению русской орнитофауны продолжил его ближайший ученик М. А. Мензбир, возглавлявший в Московском университете кафедру сравнительной анатомии позвоночных животных. Труды М. А. Мензбира «Птицы России» (1892—1895) и «Охотничьи и промысловые птицы Европейской России и Кавказа» (1900—1902) создали ему заслуженную известность как в России, так и за границей, и Московский университет стал центром орнитологической науки. Ученики М. А. Мензбира

бира — П. П. Сушкин (Харьков, Ленинград), А. Ф. Котс (Москва), В. В. Станчинский (Смоленск), И. Б. Волчанецкий (Харьков), А. Ф. Федюшин (Омск), И. И. Пузанов (Крым), Л. Б. Бёме (Ставрополь) и многие другие — распространили школу московских ученых по другим университетским центрам. Зоологи Зоологического музея Б. М. Житков, С. И. Огнев, С. С. Туров, Л. А. Портенко, А. Н. Формозов, Г. П. Дементьев продолжали в стенах университета дело М. А. Мензбира по изучению орнитофауны. В настоящее время вокруг Г. П. Дементьева в Московском университете собрался коллектив орнитологов (К. Н. Благосклонов, Н. А. Гладков, Ю. А. Исаков, Н. Н. Карташев, С. В. Кириков, А. В. Михеев, Е. С. Птушенко, Е. П. Спангенберг, А. М. Судиловская), создавший шеститомную сводку «Птицы Советского Союза» (1951—1954).

В дореволюционный период вопросами систематики рыб в Московском университете занимались К. Ф. Кесслер (1872—1873), Н. Ю. Зограф и Ф. Ф. Каврайский (1889), Л. С. Берг (1898) и В. И. Грацианов, опубликовавший сводную работу «Опыт обзора рыб Российской империи» (1907). Кроме того, в Институте сравнительной анатомии морфологией рыб занимались А. Н. Северцов и его ученики. Выделение ихтиологии как самостоятельной дисциплины в Московском университете произошло уже после Великой Октябрьской революции, в 1924 г. М. Е. Макушком и В. В. Васнецовым при кафедре сравнительной анатомии была выделена ихтиологическая группа, что, после приглашения П. Г. Борисова, привело к созданию самостоятельной кафедры. Здесь сформировался дружный коллектив ихтиологов, членами которого являлись В. В. Васнецов, Г. В. Никольский, С. Г. Крыжановский и их ученики — С. Г. Соин, В. Д. Лебедев, А. И. Смирнов и др. После того как кафедру возглавил ученик Б. М. Житкова Г. В. Никольский, была развернута чрезвычайно широкая работа по изучению ихтиофауны Средней Азии, Печоры, Амура и различных водохранилищ. Большие исследования проводились в области изучения развития различных групп рыб (работы С. Г. Крыжановского, С. Г. Соина, А. И. Смирнова), изучения закономерностей динамики численности рыб (В. В. Васнецов, Г. В. Никольский), роста (В. В. Васнецов) и ряда других отраслей ихтиологии. Особо следует отметить развитие в Московском университете изучения четвертичной ихтиофауны, давшего весьма интересные результаты (Г. В. Никольский, В. Д. Лебедев). Существенное внимание ихтиологи МГУ уделяют и непосредственной разработке биологических основ рыбного хозяйства.

Особое место в школе А. П. Богданова принадлежит Н. Ю. Зографу и его ученикам, сохранившим энциклопедичность интересов старых университетских деятелей. Н. Ю. Зограф и С. А. Зернов были основателями первой в России пресноводной гидробиологической станции на Глубоком озере в Московской области; вместе с В. П. Зыковым они создали московскую школу зоологов, изучающих фауну пресных вод. Постепенно вокруг Москвы появилась целая сеть биологических станций, изучающих фауну рек и озер. Г. А. Кожевниковым в 1908 г. основана Косинская биостанция на Белом озере; С. Н. Скадовским в 1910 г.— Звенигородская биостанция на р. Москве; Н. В. Богоявленским в 1921 г.— Болшевская биостанция на р. Клязьме. На этих станциях постепенно сложилась московская школа гидробиологов пресных вод, в создании которой участвовали С. А. Зернов. П. С. Гальцев, Н. В. Воронков, С. Н. Скадовский, К. К. Дексбах, Б. С. Грезе, С. Д. Муравейский, С. Н. Дуплаков, Е. В. Боруцкий, Л. Л. Россолимо, Г. С. Карзинкин, А. С. Богословский, А. П. Щербаков, Г. Г. Винберг, Н. С. Строганов и др. Самостоятельная кафедра гидробиологии была основана С. А. Зерновым лишь в 1924 г. Ныне ее возглавляют С. Н. Скадовский и В. А. Яшнов.

Другие дисциплины, разрабатывавшиеся школой Н. Ю. Зографа,— гистология, цитология и эмбриология — были выделены в 1913 г. в особую кафедру, которую первоначально возглавлял Н. В. Богоявленский. Так,

помимо медицинской школы гистологов — А. И. Бабухина, И. Ф. Огнева, В. П. Карпова, А. Г. Гурвича и других профессоров гистологии медицинского факультета,— на естественном отделении физико-математического факультета сложилась школа гистологов и эмбриологов. К ней относятся Н. В. Богоявленский, А. Д. Некрасов, Д. П. Филатов, А. В. Румянцев, Г. Г. Щеголев. Благодаря энергичной деятельности А. В. Румянцева при кабинете гистологии и эмбриологии выросла большая московская школа гистологов-биологов: Е. М. Вермель (Москва), Б. В. Алешин (Харьков), К. С. Богоявленский (Курск, Рига), П. Н. Серебряков (Москва), Б. В. Кедровский (Москва), Н. Р. Царапкин (Фрунзе) и многие другие. Под руководством Г. Г. Щеголева обособилась группа гистологов-эмбриологов — В. А. Мейен, С. И. Кулаев, Г. А. Шмидт. Наконец, обособилась особая ветвь гистологов-протистологов — Г. В. Эпштейн, С. А. Иловайский, Д. Н. Засухин, Л. Б. Левинсон, А. А. Цингер и др. В 1930 г. руководство кафедрой гистологии перешло к Г. И. Роскину, развернувшему направление сравнительной гистологии путем сравнительно-гистологического изучения мускульной ткани у животных. В последнее время Г. И. Роскин и его ученик Л. Б. Левинсон развивают гистохимическое направление в гистологии. Сейчас кафедру гистологии возглавляет А. Н. Студитский, разрабатывающий проблему регенерации тканей.

Продолжателями К. Ф. Рулье в области разработки теоретических, философских вопросов биологии были его ученики С. А. Усов и Я. А. Борзенков. Курс сравнительной анатомии читался в Московском университете Г. И. Фишером, А. А. Ловецким, Г. Е. Щуровским и К. Ф. Рулье и раньше, но в 1842 г. И. Т. Глебовым была открыта самостоятельная кафедра сравнительной анатомии и физиологии, а в 1844 г.— кабинет сравнительной анатомии; заведование кабинетом затем перешло к Н. А. Варнеку, а с 1870 г.— к Я. А. Борзенкову. Благодаря широкому философскому направлению мировоззрения С. А. Усова и Я. А. Борзенкова кабинет сравнительной анатомии стал базой разработки теоретических проблем сравнительной анатомии позвоночных и эволюционного учения. «Чтения по сравнительной анатомии» Я. А. Борзенкова (1883) по настоящее время являются примером материалистического анализа философских проблем биологии. Преемник Я. А. Борзенкова на кафедре — М. А. Мензбир (1885—1933) одновременно со своими работами в области орнитологии и зоогеографии осуществлял развитие теоретического направления в биологии путем внедрения в преподавание и в научную работу исторического метода исследования. М. А. Мензбир в истории Московского университета известен не только как крупнейший орнитолог и зоогеограф, но и как активный организатор университетской жизни и борец за передовую науку и дарвинизм. Благодаря исключительной энергии М. А. Мензбира маленький кабинет сравнительной анатомии при переезде в новое здание зоологического корпуса (в 1901 г.) был превращен в Институт сравнительной анатомии с большим музеем (ныне носящим имя его основателя) и прекрасной библиотекой. В этом институте, соответственно широкому кругу своих биологических интересов, М. А. Мензбир собрал вокруг себя большую школу учеников, развивающих весьма углубленно различные стороны зоологической науки. Вспомним имена главных из них: В. Н. Львов, М. М. Хомяков, А. Н. Северцов, Н. А. Иванцов, П. П. Сушкин, Н. К. Кольцов, С. А. Усов, А. Ф. Котс, Л. П. Кравец, М. М. Новиков, В. В. Станчинский, В. А. Дейнега, Д. Н. Кашкаров, Д. П. Филатов, В. Г. Дорогостайский, С. Н. Боголюбский, Ю. А. Белоголовый, С. И. Лебедкин, И. И. Пузанов, В. Н. Никитин, Б. В. Всесвятский, Г. С. Шестакова, Г. П. Дементьев, А. М. Судиловская и многие другие. П. П. Сушкин воспринял от своего учителя двойной интерес к орнитологии и морфологии и затем уже в Харьковском университете и далее в Академии наук СССР в Ленинграде основал свои школы орнитологов и эволюционных палеонтологов.

Преемник М. А. Мензбира по Институту сравнительной анатомии МГУ

А. Н. Северцов продолжал в Московском университете в 1911—1930 гг. создание русской школы сравнительных анатомов как эволюционных морфологов, стоящих на материалистических позициях дарвинизма. Мензбировская и северцовская школа сравнительных анатомов и эмбриологов заняла особое место в мировой науке, как московская школа морфологов, продолжавшая славные традиции братьев А. О. и В. О. Ковалевских и И. И. Мечникова в разработке исторического метода в биологии. Вокруг А. Н. Северцова собралась московская группа его учеников — И. И. Шмальгаузен, М. Е. Макушок, С. Н. Боголюбский, Б. С. Матвеев, В. В. Васнецов, С. А. Северцов, С. Г. Крыжановский, А. А. Машковцев, Е. В. Рылкова, каждый из которых в дальнейшем возглавил самостоятельное направление морфологии и создал самостоятельную школу учеников. С. Н. Боголюбский возглавил направление морфологии сельскохозяйственнных животных; М. Е. Макушок, В. В. Васнецов и С. Г. Крыжановский — морфологии и эмбриологии рыб на кафедре ихтиологии МГУ; С. А. Северцов — эволюционной экологии. Б. С. Матвеев и А. Н. Дружинин продолжают на кафедре зоологии и сравнительной анатомии позвоночных биолого-почвенного факультета МГУ развивать направление своего учителя А. Н. Северцова в области эволюционной сравнительной анатомии и эмбриологии. Соединение кафедры сравнительной анатомии с кафедрой зоологии позвоночных, происшедшее в 1930 г., позволило Б. С. Матвееву объединить интересы морфологов и экологов путем создания особого направления — биологической эволюционной морфологии и воспитать самостоятельную школу учеников, применяющих морфологический метод исследования в различных областях биологической науки.

Изучение ископаемых животных и преподавание палеонтологии были начаты в Московском университете еще профессорами натуральной истории на естественном отделении философского факультета. Первые исследования по палеонтологии русских ископаемых принадлежат Г. И. Фишеру. В «Мемуарах» и «Бюллетенях» Московского общества испытателей природы напечатано более ста исследований, посвященных ископаемым млекопитающим, рептилиям, рыбам и различным группам беспозвоночных животных. К. Ф. Рулье считал себя учеником Ж. Кювье и также создал ряд работ по палеонтологии. При дальнейших реформах университетов преподавание палеонтологии перешло на кафедру геологии. Здесь необходимо вспомнить яркую деятельность профессора минералогии В. И. Вернадского — в будущем основоположника биогеохимии — и профессоров геологии и палеонтологии А. П. Павлова и М. В. Павловой, создавших геологический и палеонтологический музей, ныне перешедший в ведение Геолого-разведочного института. М. В. Павлова, первая женщина-профессор в России и первая в России женщина доктор зоологии (honoris causae), является основательницей московской школы палеозоологов (М. А. Болховитинова, М. И. Шульга-Нестеренко, В. В. Меннер). Другое направление в московской школе палеонтологов создали А. А. Чернов и его ученики Т. Д. Сошкина и Т. А. Добролюбова. А. П. Павлов вместе с М. А. Мензбиром и В. И. Вернадским много сделали для широкой пропаганды геологических и палеонтологических доказательств учения Дарвина. Ближайший ученик А. П. Павлова — А. Д. Архангельский внес существенный вклад в изучение донных осадков наших морей. Д. В. Обручев, начавший свою деятельность как сравнительный анатом школы А. Н. Северцова, потом перешел к работам в области палеонтологии рыб.

После переезда Академии наук СССР в Москву (1935) кафедру палеонтологии на геологическом факультете возглавили А. А. Борисяк и Ю. А. Орлов (директоры Палеонтологического института АН СССР), которые развивают палеобиологическое направление эволюционной палеонтологии, созданное В. О. Ковалевским (некогда кратковременно состоявшим доцентом Московского университета) и продолженное после него П. П. Сушкиным.

С именами Н. К. Кольцова и Д. П. Филатова в жизни Московского университета связано развитие экспериментального направления в биологии. Оба ученика М. А. Мензбира начали свою научную деятельность как сравнительные анатомы и эмбриологи, а затем целиком переключились на работы в области экспериментальной зоологии. После 1905 г., в противовес морфолого-систематическому направлению, в планы преподавания биологии на физико-математическом факультете были введены экспериментальные зоология и ботаника. Первый курс экспериментальной зоологии в 1908 г. читал Н. Ю. Зограф (как было указано выше, явление искусственного, т. е. экспериментального, партеногенеза открыл еще А. А. Тихомиров). В то же время Г. А. Кожевников в Зоологическом музее оборудовал темную камеру, где велись эксперименты по влиянию темноты на животных (П. Н. Каптерев). В дальнейшем направление экспериментальной зоологии в Московском университете возглавил Н. К. Кольцов. После реакционного разгрома университета в 1911 г. он перенес пропаганду этого направления в Городской университет им. Шанявского, где вместе с Н. М. Кулагиным воспитал молодую смену экспериментальных зоологов, занявших позднее в Московском университете экспериментальные кафедры. Пропаганда нового экспериментального метода собрала вокруг Н. К. Кольцова большую группу учеников, продолжавших в стенах Московского университета внедрение экспериментального метода в различных направлениях на разных кафедрах. К ученикам школы Н. К. Кольцова принадлежат следующие профессора и преподаватели Московского университета: М. М. Завадовский, А. С. Серебровский, И. Л. Кан, С. Н. Скадовский, Г. И. Роскин, С. С. Четвериков, М. Н. Садовникова, Б. Л. Астауров, С. Л. Фролова, П. И. Живаго и многие другие.

Д. П. Филатов сначала работал у Н. Ю. Зографа, а потом перешел в Институт сравнительной анатомии к М. А. Мензбиру и А. Н. Северцову; здесь он начал свои исследования по экспериментальной эмбриологии, положив начало русской школе механики развития. В 1937 г., после присоединения к Московскому университету Института экспериментального морфогенеза, биологический факультет обогатился новыми экспериментальными лабораториями цитологии (П. И. Живаго), экспериментальной эмбриологии (Д. П. Филатов) и постэмбрионального морфогенеза (В. Ф. Ларионов). На базе лаборатории экспериментальной эмбриологии выделилась самостоятельная кафедра эмбриологии, где Д. П. Филатов и его ученики (В. В. Попов, Т. А. Детлаф, Н. А. Мануйлова и др.) развивали сравнительно-морфологическое направление в механике развития. Ныне кафедра эмбриологии возглавляется В. В. Поповым.

Изучение физиологии человека и животных тесно связано с нуждами здравоохранения и медицины, поэтому главными центрами развития физиологических проблем были кафедры медицинских факультетов, которые обслуживали также студентов-биологов. В Московском университете развитие физиологии связано с именами следующих ученых, создавших московскую школу физиологов: А. М. Филомофитский, И. Т. Глебов, Н. А. Варнек, И. М. Сеченов, Л. З. Мороховец, М. Н. Шатерников, А. Ф. Самойлов. Интересно отметить, что И. Т. Глебов и Н. А. Варнек, как говорилось выше, основали кабинет сравнительной анатомии на отделении естественных наук философского — будущего физико-математического факультета, а затем преподавание физиологии снова перешло на медицинский факультет. Напомню также, что И. М. Сеченов считал себя учеником И. Т. Глебова и К. Ф. Рулье.

Самостоятельная кафедра физиологии животных была открыта для биологов лишь в 1924 г. благодаря энергичной деятельности И. Л. Кана. Однако можно все же назвать ряд физиологов с естественно-историческим образованием: Б. А. Лавров, А. Н. Крестовников, Б. И. Ильин-Кокуев, К. Х. Кекчеев, Н. К. Верещагин, В. В. Ефимов, А. Н. Магнитский.

Дальнейшее развитие изучения физиологии животных на биологиче-

ском факультете для зоологов связано с деятельностью профессоров А. Ф. Самойлова, И. Л. Кана, Х. С. Коштоянца, С. Е. Северина, М. В. Кирзона, Л. А. Андреева и М. Г. Удельнова. Особенно важно подчеркнуть выделение самостоятельного направления сравнительной физиологии, начатого Д. Н. Ненюковым и возглавляемого в настоящее время Х. С. Коштоянцем, а также образование самостоятельной кафедры биохимии животных, возглавляемой С. Е. Севериным и В. А. Энгельгардтом. Вокруг каждого из упомянутых физиологов Московского университета выросли самостоятельные группы учеников, работающих как в университете, так и в других научных учреждениях.

Итак, можно сказать со всей объективностью, что за все время своего существования Московский университет занимал ведущее положение в развитии отечественной науки в области зоологических дисциплин. Интересна роль университета в подготовке кадров зоологов различных специальностей. Это самостоятельный вопрос, требующий специального анализа. Однако все же и здесь можно отметить, что большинство зоологических кафедр в наших советских университетах и пединститутах занято воспитанниками Московского университета. День двухсотлетия Московского университета — 7 мая 1955 г.— праздник не только для московских ученых, но и для многих и многих воспитанников этого старейшего рассадника науки и культуры, рассеянных по необозримым просторам нашей великой Родины.

ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

ТОМ XXXIV 1955 ВЫП. 4

К ВОПРОСУ О ПОНЯТИИ «ЖИЗНЕННАЯ ФОРМА» В ЭКОЛОГИИ ЖИВОТНЫХ[1]

А. К. РУСТАМОВ

Кафедра зоологии Туркменского сельскохозяйственного института

Изучение жизнедеятельности животных в естественных, природных условиях должно занимать центральное место в современных зоологических исследованиях. Между тем понятия и термины, которыми оперирует современная экология, во многом остаются недостаточно разработанными, что, в частности, относится к понятию о «жизненной форме». Здесь уместно напомнить слова Д. Н. Кашкарова (1945) о том, что ему «неизвестно ни одной работы, специально этому вопросу (жизненной форме.— *А. Р.* посвященной».

Необходимо отметить, что изучение жизненных форм имеет не только теоретическое, но и практическое значение. Выяснение структур, функций и потенций организма в связи с условиями жизни в той или иной ландшафтной зоне может дать и дает материал для решения не только общебиологических вопросов, но и некоторых вопросов животноводства, реконструкции фауны и акклиматизации. Примером могут служить работы Д. Н. Кашкарова по экологии домашних животных.

Понятие «жизненная форма» впервые, повидимому, появилось у ботаников, причем одни авторы приписывают первое употребление его Александру Гумбольдту, другие — Вармингу. Однако, в сущности, выделение таких биологических типов, как наземные, водные и т. п., восходит к совершенно неопределенному времени. В последующем это понятие перешло в зоологию. Насколько нам известно, в нашей зоологической литературе первая попытка определения жизненных форм и принципов их классификации была предпринята Д. Н. Кашкаровым (1933). Этот автор дает систему классификации жизненных форм в связи с «факторами» среды и главным образом на основании влияния климата на организацию животных. В результате жизненные формы выделяются по отношению животных к климату (гнездящиеся, пролетные, летоспящие, зимоспящие и др.), по приспособлениям к передвижению (бегающие, прыгающие, лазающие и др.), по роду пищи (растительноядные, насекомоядные, многоядные и др.), по отношению к влажности почвы и воздуха (влаголюбивые, ксерофильные) и, наконец, по месту размножения (в дуплах и трещинах, кустарниках, в ярусе трав и т. п.).

Если мы обратимся к классификации жизненных форм, предложенной для отдельных групп животных, то нетрудно будет заметить, что и она создана примерно в таком же плане. Л. М. Шульпин (1939, 1940) дает классификацию жизненных форм для птиц по характеру пищи, по месту, где птицы разыскивают корм, и по среде обитания с учетом характера передвижения (например, бегающие наземные, лазающие кустарно-древесные и т. д.). К. С. Ходашева (1953) в основу классификации жизненных форм грызунов на территории равнинного Казахстана положила

[1] Доложено на III Экологической конференции в Киеве 7 декабря 1954 г.

занимаемые ими «ниши» (подземные, наземные, полуводные) и тип питания (подземные корнееды, наземные семеноядные и т. д.). Аналогичный подход к классификации жизненных форм с различными частными применениями имеется у ряда других авторов. Отрицательное отношение к представлению о жизненных формах у А. В. Афанасьева (1953) ничем не оправдано.

Из предыдущего ясно, что по установившейся в экологии животных практике выделения жизненных форм в одном случае под этим понятием, по существу, подразумеваются те или иные биологические группы, биологические типы, а в другом — чаще всего — узкие адаптивные формы. Если пойти по второму пути, то, на наш взгляд, мы не сумели бы за приспособлениями частного характера выявить в достаточной степени самое главное — единство организма как целого со средой. Действительно, норники-логовники или летоспящие и зимоспящие, насекомоядные и всеядные, подземные корнееды, наземные зеленоядные и т. п. — разве подобного рода категории специфичны только для одной ландшафтной зоны? В одинаковой мере они могут быть выделены, например, в горном ландшафте, с одной стороны, в пустынном — с другой и т. д. В таком случае спрашивается, где же экологическая специфичность фауны данной ландшафтной зоны и каковы наиболее типичные черты ее «облика» в отличие от фауны других зон?

Нам кажется существенным еще одно соображение. Выделение дробных жизненных форм подчеркивает адаптивность тех или иных признаков или отдельных функций и не отражает целостности организма. По известной традиции у нас все еще пользуются высказываниями В. О. Ковалевского о приспособительных и неприспособительных признаках. Едва ли, однако, такая позиция верна до конца — все элементы организма функционально оправданы, мы только не знаем в ряде случаев их функций и мало знаем, к сожалению, об общих корреляциях. Эта сторона вопроса, в сущности, не разработана. В качестве примера, говорящего о том, что в ряде случаев удается выявить биологическое значение того или иного признака, можно привести факт установления функции самых внутренних (задних) второстепенных маховых перьев на крыле птицы. Оказалось, что эти перья, используемые в орнитологии только для целей систематики, имеют определенную функцию, и не аэродинамическую: назначение их — служить в качестве покровных перьев крыла (Гладков и Рустамов, 1949).

Эколого-географический изоморфизм ясно показывает, по какому пути следует идти при классификации и изучении основных жизненных форм. Дело в том, что в примерно аналогичных условиях у различных групп животных, не связанных общностью происхождения, появляются аналогичные изменения и структурного, и функционального порядка, неразрывно связанные между собою. Не останавливаясь на общей стороне интересующего нас явления изоморфизма, можно сослаться на М. А. Мензбира (1927), утверждавшего, что именно изоморфизмом (или, как он называл, параллелизмом) объясняются наблюдаемые сходные изменения, охватывающие целые группы животных. Недавно эти явления были во многом подробно разобраны в цикле работ Г. П. Дементьева (1946, 1947, 1954).

Исходя из того, что в сходных условиях существования скорее всего можно ожидать появления «параллельных» морфо-физиологических приспособлений у животных из различных систематических групп, мы считаем необходимым в вопросе о жизненных формах главное внимание сосредоточить на широком объеме этого понятия в рамках учения В. В. Докучаева и Л. С. Берга о ландшафтно-географических зонах. В этом понимании каждой ландшафтной зоне — в широком биологическом и ландшафтном аспекте — в природе, повидимому, соответствует определенная жизненная форма; поэтому правильно принимать в конечном итоге реаль-

ное существование таких жизненных форм, как арктическое, лесное, степное, пустынное, горное животное и т. п. Можно здесь еще сослаться на новую схему анализа распространения птиц в СССР, составленную Г. П. Дементьевым. В самом деле, именно в результате изучения географического распространения животных, а в последнее время — и морфоэкологических особенностей их в разных условиях (эколого-географический изоморфизм) становится ясным, что каждая из намеченных нами — пусть даже с долей известной схематизации — основных жизненных форм весьма определенно характеризуется рядом не только общих, но биологически принципиально важных черт. У позвоночных с «постоянной» температурой тела все эти свойства проявляются и в отношении окраски и структуры покровов, и в отношении общих размеров тела, и в особенностях отправлений (функции) систем органов (например, кровеносной и пищеварительной и т. п.), в биотопическом и сезонном размещении и т. д.

В качестве конкретного примера, иллюстрирующего приведенные выше общие соображения, мы попытаемся дать опыт общей характеристики жизненной формы «пустынное животное». Изученная нами фауна Кара-Кумов по географическому и сезонному распределению входящих в ее систему компонентов неоднородна. Так, среди птиц и млекопитающих имеются тут виды и формы с широким распространением и узкоареальные. В экологическом отношении кара-кумские виды также разнородны — есть среди них и эремофилы, в частности псаммофилы, есть и характерные для других ландшафтов. Так, из 42 видов зверей Кара-Кумов 15 эремофилов, среди них девять псаммофилов. Из 60 гнездящихся в Кара-Кумах видов птиц, по нашим подсчетам, только менее половины относится к строго эремофильным, другими словами — к ядру «пустынной» фауны. Из 33 видов пресмыкающихся большая часть в эколого-географическом отношении относится к типичным для пустынь видам. Такие же группировки имеются в Кара-Кумах, конечно, и среди беспозвоночных, в частности насекомых, но они пока изучены совершенно недостаточно, по крайней мере в отношении общих биогеографических выводов.

Наиболее ярко связь между организмом и условиями его жизни, в общей форме — с «ландшафтом», видна, конечно, на эремофильных видах. В самом деле, достаточно посмотреть на тонкопалого суслика, пугорака, гребнепалого тушканчика, саксаульную сойку, рябков, толстоклювого зуйка, бегунка, ушастую или песчаную круглоголовку, чтобы понять, что все эти виды и другие виды «ядра» пустынной фауны, которых мы тут не перечисляли, являются истинными «порождениями» пустынного формообразования. То же, в сущности, мы видим и на домашних животных — верблюде, каракульской овце, борзой собаке-тазы.

Существенно и то, что у видов «ядра́» пустынной фауны связи с пустынным ландшафтом наиболее глубоки, прочны и древни. Говоря о прочности и глубине связей, мы имеем в виду прежде всего значительное развитие у пустынных видов ряда таких приспособлений, которые, даже с учетом особенностей пластичности организмов в разных группах, все же должны были бы требовать для своего формирования весьма длительного времени. Быть может, тут еще раз полезно вспомнить почти бесспорное положение о том, что корни современной пустынной фауны уходят, как известно, в глубину третичного времени. Поэтому основной задачей при изучении жизненной формы «пустынное животное» надо считать выяснение проявлений эколого-географического изоморфизма у видов «ядра́» пустынной фауны.

Прежде всего несколько слов об условиях жизни в пустыне, формирующих жизненную форму «пустынное животное». Пожалуй, наиболее существенное отличие пустынь от других ландшафтов заключается — в самой общей форме — в сухости пустынного климата. В Кара-Кумах, как известно, продолжительность засушливого периода — свыше 200 дней; температура поверхности песка в летние месяцы достигает 70° и более;

температура воздуха в тени на высоте 2 м от поверхности земли достигает 50°. К этому присоединяются низкая влажность, недостаток воды, скудность кормовых ресурсов, разреженность травостоя, своеобразие биотопической картины (открытые ландшафты) и т. д.

Суровые, в ряде отношений пессимальные, условия жизни в пустыне требуют от организмов для поддержания их жизнедеятельности относительно больших энергетических затрат, тогда как возможности их пополнения здесь крайне затруднены. В пустынном ландшафте отбор должен был поэтому идти по пути формирования жизненной формы, главнейшим свойством которой было бы приспособление к экономии энергетических затрат при всех формах жизнедеятельности (Дементьев, 1948; Рустамов, 1954).

Для подтверждения приведенного выше положения рассмотрим некоторые стороны общей экологии пустынной фауны. В Кара-Кумах, например, животные в течение нескольких месяцев находятся под постоянной угрозой перегрева. Вопрос о пределах чувствительности разных видов животных к температуре, в особенности к перегреву, как проблема физиологического порядка — широкое поле для предстоящих исследований; но и теперь, оценивая известные уже факты с физиологических позиций, можно сказать, что существование животных при высоких температурах представляется возможным прежде всего благодаря наибольшему использованию микроклиматических условий. Например, разница в температурах на поверхности песка на солнце и в глубине норы, в 20 см от поверхности, может доходить в Кара-Кумах в июле — августе до 30—40°. Наличие в фауне Кара-Кумов значительного процента норников (пресмыкающиеся, многие млекопитающие, различные беспозвоночные и т. п.), большого количества ночных и сумеречных животных, своеобразие суточного цикла активности (дневные виды в жаркое время года, начиная уже с мая, от 10—11 до 16—17 час. в большинстве случаев неактивны и отсиживаются в норах, в тени кустарников и т. п.), расположение гнезд птиц в укрытиях — во всем этом видны приспособления, направленные к использованию экологических особенностей микроклимата. Вместе с тем понятно, что жизнь в благоприятных микроклиматических условиях способствует значительно меньшей затрате энергии и сил, а тем самым в какой-то мере способствует охранению организма от перегрева, большого испарения и т. п. Адаптации к использованию особенностей микроклимата установлены у различных в таксономическом отношении групп животных Кара-Кумов; поэтому не будет ошибочным рассмотрение этих адаптаций в качестве проявления эколого-географического изоморфизма и, следовательно, одного из характерных свойств жизненной формы «пустынное животное» вообще.

Мы не видим пока серьезных аргументов против только что высказанных концепций. В самом деле, где, кроме пустынь, можно наблюдать столь широкое распространение среди различных групп животных ночного образа жизни или жизни в норах и укрытиях?

Наступление неблагоприятных условий в жаркое время сезона или даже суток неизбежно вызывает в пустыне понижение активности: у некоторых животных, например,— летнюю спячку (желтый суслик, степная черепаха и др.), у некоторых птиц — очень ранний отлет (например, у черного стрижа). Некоторые виды (например, краснохвостая песчанка) летом ведут в Кара-Кумах ночной образ жизни, а в другие времена года — дневной.

Таким образом, благодаря различным экологическим приспособлениям (жизнь в норах и укрытиях, ночная активность, понижение активности у дневных животных в жаркие часы дня, летняя спячка и т. п.) животные получают возможность избегать воздействия неблагоприятных, в частности климатических, условий и тем самым экономить энергетические запасы. Действительно, возможности пополнения энергетических запасов у

животных пустыни ограничены не только неблагоприятными летними условиями, но в известной мере и зимними. По нашим наблюдениям, в Кара-Кумах зимою наблюдается глубокий покой рептилий, спячка или слабая активность ряда видов млекопитающих, малочисленность зимующих и слабая активность оседлых птиц при общем ухудшении кормовых ресурсов и т. п.

Таким образом, жизнь животных в Кара-Кумах характеризуется кратковременностью благоприятного периода года (весенний аспект, частично осенний) и наличием двух периодов депрессии — резко выраженной летней и несколько менее выраженной зимней; на наш взгляд, это достаточно хорошо иллюстрирует пониженную жизнедеятельность, которая свойственна для жизненной формы «пустынное животное».

В отличие от других ландшафтных зон пустыни, как известно, характеризуются дефицитом воды, и тут, несомненно, можно найти много интересного и специфичного для характеристики жизненной формы «пустынное животное». Но, к сожалению, вопрос об особенностях водного баланса у животных в аридных условиях природы остается слабо изученным. Бо́льшими сведениями в этом отношении располагает зоотехническая литература.

Поэтому надо остановиться на некоторых фактах, относящихся к водо-солевому обмену у каракульских овец. Установлено, например, что одним из приспособлений к жизни в пустыне у каракульской овцы следует считать способность организма резервировать влагу в тканях, в частности в мышечной и в крови. Исследования В. А. Кузнецова (1947) показали бо́льшую влажность мышечной ткани у каракульских овец в весенне-летний период и меньшую — осенью и зимой, что обусловливается количеством хлоридов. По тому же автору, наибольшее количество хлоридов в мышцах имеется летом — оно достигает в июне — июле 294—301 мг%, минимальное же — в зимнее время, в январе — 118 мг%. Максимальное количество хлоридов в сыворотке крови также отмечается в летнее время (от 608 до 726 мг%), а минимальное — в зимнее время (от 405 до 512 мг%).

Указанные обстоятельства находятся в связи со значительным потреблением солей, которые овцы получают с кормом и соленой колодезной водой. Так, по данным В. Д. Соколова (1951), в пастбищно-кормовом и водном рационе каракульских овец содержится значительное количество хлористого натрия (в несколько раз больше нормы, принятой для других пород овец) на протяжении большей части года, и только зимой баланс хлористого натрия становится отрицательным.

Потребление солей, главным образом хлоридов, в большом количестве повышает осмотическое давление в тканях, способствует удержанию в них влаги и, следовательно, снижению потерь воды в организме.

Способность резервировать влагу в тканях в связи со значительным потреблением солей отмечается и у другого типичного пустынного млекопитающего — верблюда. Наличие в мышцах верблюда сильно развитой соединительной ткани, обладающей большей влагоемкостью, создает у него и дополнительные возможности для резервирования влаги (Кузнецов, 1949).

Говоря о потребности пустынных животных в воде, следует отметить, что по нашим наблюдениям в Кара-Кумах, лишь немногие из пустынных птиц нуждаются в питьевой воде, большинство же довольствуется метаболической водой. Аналогичное явление установлено и для авифауны Сахары (Гейм-де-Бальсак, 1936). В пустыне нуждаются в питьевой воде, в сущности, только зерноядные виды — рябки, голуби, некоторые вьюрковые; насекомоядные и хищные птицы могут обходиться без нее. Тем не менее при наличии воды в Кара-Кумах ее пьют все или, по крайней мере, большинство видов. Важнейшим источником влаги в организме млекопитающих, кроме метаболической воды, служит сочная растительная, а

иногда и животная пища; значение этого в водном балансе животных пустыни нередко еще недооценивается. Например, джейраны, по ряду новейших наблюдений, летом при отсутствии водопоев хорошо обходятся за счет питания на зеленых пастбищах (Минервин, 1944).

С другой стороны, мы полагаем, что многие авторы преувеличивают значение жировых отложений в качестве одного из резервов метаболической воды в организме. Дело в том, что значительное развитие этих отложений наблюдается далеко не у большинства животных пустыни (хотя самый факт отрицать никак нельзя — взять хотя бы горбы верблюдов, хвосты курдючных пород овец, хвосты некоторых тушканчиков). Но все же, повидимому, и большой запас жира при окислении может, в сущности, дать небольшое количество метаболической воды. Нам, например, в Кара-Кумах во второй половине апреля приходилось иногда не поить верблюдов экспедиции по 3 и даже 4 суток. Если принять во внимание, что при окислении всего жира, находящегося в горбе верблюда, может получиться примерно около 40 л воды, что составляет суточную потребность этого животного в воде по существующим нормативам (определяется в 40 л), становится понятным решающее значение влаги, поступающей в организм верблюда с растительными кормами. Полезно еще напомнить, что весною содержание влаги в эфемеровом травостое доходит до 90% и с каждым килограммом растительного корма в организм верблюда или другого животного поступает, таким образом, до 850 г воды (Нечаева, 1944). В литературе приводится такой факт. Отбившиеся от отары овцы в течение нескольких месяцев жили в Кара-Кумах без присмотра и, выработав своеобразный пастбищный режим (паслись ночью, а днем, в жару, отдыхали в затененных участках), легко обходились без водопоя, употребляя сочные корма. Когда найденным овцам предложили воду, они ее пить не захотели (Нечаева, 1944).

Несомненно, что у диких животных, в частности у млекопитающих, растительные корма играют большую роль в водном обмене. О значении зеленых пастбищ как источника влаги для джейрана мы уже упоминали. Грызуны в Кара-Кумах, например, такие «фоновые» виды, как большая песчанка, тонкопалый суслик и др., по литературным данным и нашим наблюдениям, питаются теми же растениями с большим содержанием влаги (осока, мятлик и др.), что и овцы.

Несколько слов об особенностях периодических явлений в жизни птиц в Кара-Кумах. Процессы размножения и линьки (в особенности первый из них) требуют, как известно, от организма больших энергетических затрат. В связи с тем, что кормовые ресурсы в пустынях ограничены, восполнение энергетических затрат затруднено, и уже a priori можно ожидать малоинтенсивного течения этих явлений. Это имеет место и на самом деле (Рустамов, 1954).

Нормальный повторный цикл размножения имеется только у весьма немногих эремофильных видов птиц; он отсутствует и у тех видов, которые в иных условиях его имеют. Таким образом, дициклия или полициклия размножения не свойственна эремофильным видам птиц в Кара-Кумах, несмотря на южное положение этой пустыни. В сущности, повторные циклы отмечены только у шести видов из 31, привлеченного для анализа. Это обстоятельство, как и число яиц в кладке, характеризует низкую плодовитость птиц в пустынях, в частности в Кара-Кумах. Особенно ярко это видно из сравнений числа яиц в кладке широко распространенных видов (филин, домовый сыч, ворон, серая большая синица) в Кара-Кумах и в умеренном климате. На низкую плодовитость пустынных подвидов указывает и такой факт: в тундре у сокола Falco peregrinus число яиц в кладке обычно четыре, в Туркмении, два, редко три (Дементьев, 1947).

Таким образом, пустынные формы (виды и подвиды) птиц размножаются относительно слабо.

Аналогично процессу размножения, мало интенсивен и процесс линьки. Это выражается, в частности, в том, что вторая весенняя линька у основных видов эремофильных птиц в Кара-Кумах, как правило, отсутствует. Даже виды семейства славковых в Кара-Кумах меняют оперение лишь раз в году, под осень (скотоцерка, пустынная славка, бормотушки), тогда как близкие к перечисленным видам формы того же семейства (например, серая, черноголовая и садовая славки и др.) линяют два раза в году. В сущности, из строго эремофильных видов наличие второй (весенней) линьки известно лишь для белобрюхого рябка.

О стремлении к экономии энергетических затрат свидетельствуют и некоторые морфологические особенности животных пустыни, например «пустынная» окраска. Известно, что многие животные из самых различных групп окрашены в пустынях в бледные песчаные или охристые тона (конечно, имеются и исключения, например пустынный ворон, жуки-чернотелки и т. д.). В общем, пустынная окраска носит почти универсальный характер, и она, конечно, может рассматриваться в качестве одного из характерных проявлений эколого-географического изоморфизма; следовательно, она может и должна быть привлечена для характеристики жизненной формы «пустынное животное» в целом.

Важен, однако, не только почти универсальный характер пустынной окраски, но и то, что она, как это недавно установлено (работами Дементьева и Ларионова, 1944; в особенности Дементьева, 1947, 1948), является результатом слабого уровня окисления пропигмента; надо учесть, что период образования (смены) покровов совпадает в пустыне с периодом наступления неблагоприятных условий — летней депрессии — со всеми вытекающими отсюда физиологическими последствиями.

Из других проявлений эколого-географического изоморфизма в морфологии пустынных животных заслуживают упоминания адаптации к передвижению, которые отмечены у млекопитающих, птиц, пресмыкающихся и насекомых. Например, сильное развитие задних конечностей установлено нами у ряда видов пустынных птиц (саксаульная сойка, пустынный козодой, пустынный серый сорокопут, авдотка, бегунок и т. д.). Адаптация к передвижению по песчаной поверхности или по участкам с плотными почвами у животных пустыни, в частности у млекопитающих и рептилий, общеизвестны, и их можно не приводить.

Имеются и другие морфологические особенности, отражающие специфические условия жизни в пустыне,— они проявляются в строении покровов (кожа у пустынных форм животных относительно толстая), в приспособлениях к рытью (млекопитающие, пресмыкающиеся, насекомые) и т. д.

В одной из своих работ Г. П. Дементьев (1946) писал: «...В условиях Арктики и Субарктики у млекопитающих и птиц имеется... интенсивная жизнедеятельность... Противоположный тип организации (жизненная форма) — в пустынных». Нам кажется, что приведенные выше краткие итоги изучения некоторых особенностей экологии и морфологии фауны Кара-Кумов убедительно говорят о наличии в пустынях именно такого типа организации с общей пониженной жизнедеятельностью.

В зоотехнической литературе имеются прямые указания на слабую интенсивность общего обмена веществ в жарком климате и в неблагоприятных пастбищно-кормовых условиях. Так, А. В. Модянов (1950), изучавший сезонные изменения в обмене веществ у овец разных пород, пишет, что «под влиянием неблагоприятных внешних условий (жары и ухудшения условий питания) в организме овец выработалась приспособительная реакция — понижение обмена веществ, ослабление жизненных функций». Это же подтверждается и на овцах Туркмении. Е. А. Кирст (1948) установил, что щитовидная железа и надпочечники у туркменских овец в жаркое время года имеют минимальный вес, а в холодное — максимальный, что, несомненно, находится в связи с изменениями их функ-

ций. Содержание адреналина в надпочечниках и иода в щитовидной железе хорошо согласуется с сезонными колебаниями их веса. Падением функции щитовидной железы автор объясняет общую пониженную жизнедеятельность (упадок сил, апатичность) у овец в летнее время, с чем нельзя не согласиться.

Не вдаваясь в подробности, в общей форме можно отметить, что исторически выработанная приспособительная реакция — протекание жизненных функций у животных пустыни на относительно низком уровне — подтверждается не только данными по дикой фауне, но и данными зоотехнической науки.

Выводы

1. Вопросы экологической терминологии до сих пор остаются мало разработанными, что, в частности, относится к одному из важнейших понятий в экологии — жизненной форме. Системы жизненных форм, предложенные в литературе, на наш взгляд, не могут быть приняты, так как они выделены по принципу отдельных частных, бросающихся в глаза адаптаций и поэтому не отражают целостности организма, а отмечают лишь его отдельные функции.

2. Эколого-географический изоморфизм, отражающий морфо-физиологический ответ различных организмов на сходные условия существования, ясно показывает, по какому пути следует идти при изучении основных жизненных форм. В особенности необходимо обратить внимание на его замечательные проявления в самых разнообразных группах животных в пределах данной ландшафтной зоны.

3. При выделении жизненных форм в экологии животных, на наш взгляд, следует исходить из учения В. В. Докучаева о ландшафтно-географических зонах. Каждой ландшафтной зоне в широком биологическом и эволюционном аспекте в природе соответствует определенная жизненная форма. Есть все основания говорить о существовании в природе таких жизненных форм: арктически-тундровое, горное, лесное, степное, пустынное животное и т. д. Принимая жизненную форму в этом широком понятии, мы, конечно, не отрицаем, что категория эта может быть разделена на какие-то подчиненные группы, но такой задачи перед собою мы здесь не ставили. Нам кажется, что концепция понятия жизненной формы в широком смысле имеет значение еще с нескольких точек зрения. Она, во-первых, быть может, привлечет необходимое внимание к разработке вопроса об общих корреляциях. Во-вторых, она может привести к тому, что основные природные фаунистические комплексы будут охарактеризованы не только с позиций ареальных особенностей, что, как известно, является задачей зоогеографии, но и с позиций морфологии, экологии и физиологии. В-третьих, она еще более сосредоточит внимание экологов, морфологов и систематиков на изучении эколого-географического изоморфизма, хотя бы первоначально на примерах широко распространенных видов.

4. Благодаря закономерностям эколого-географического изоморфизма для каждой жизненной формы характерен ряд общих черт эколого-морфологических приспособительных особенностей. Насущной задачей экологии животных поэтому надо считать выявление этих общих свойств. В характеристике жизненной формы, как в зеркале, должна отражаться вся ее специфичность.

5. В качестве опыта — главным образом на экологическом материале — приведена характеристика жизненной формы «пустынное животное», основным свойством которой, на взгляд автора, является жесткая экономия энергетических затрат и относительно низкий уровень общей жизнедеятельности. Этот вывод подтверждается и некоторыми данными, относящимися к домашним животным.

Литература

Гладков Н. А. и Рустамов А. К., 1949. К морфо-функциональному изучению крыла птицы. (О значении внутренних второстепенных маховых перьев), Зоол. журн., т. XXVIII, вып. 6.

Дементьев Г. П., 1946. Концепция целостности организма и некоторые задачи систематики. (Материалы к проблеме «Животное и ландшафт»), Зоол. журн., т. XXV, вып. 6.— 1947. Периодические явления и их эволюция у наземных позвоночных. (Материалы к вопросу: животное и ландшафт), Бюлл. МОИП, отд. биол., т. II (5).— 1947а. Географическая изменчивость сокола Falco peregrinus, Тр. Центр. бюро кольцевания, вып. VI.— 1947б. Исследования по окраске позвоночных животных. О развитии и эволюции окраски арктических птиц и млекопитающих. Особенности окраски пустынных позвоночных и их объяснение, там же, вып. VII.— 1954. Замечания о виде и некоторых сторонах видообразования в зоологии, Зоол. журн., т. XXXIII, вып. 3.

Дементьев Г. П. и Ларионов В. Ф., 1944. Исследования по окраске позвоночных животных. I. О возникновении географических вариаций окраски, Зоол. журн., т. XXIII, вып. 5.

Кашкаров Д. Н., 1933. Среда и сообщество (основы синэкологии), М.—1945. Основы экологии животных, Л.

Кирст Е. А., 1948. Сезонность деятельности эндокринной системы, Природа, № 10.

Кузнецов В. А. 1947. Сезонные колебания влажности и хлоридов в мясе каракульских овец, Тр. Туркменск. с.-х. ин-та, т. V.— 1949. О мясе туркменского одногорбого верблюда, Изв. Туркменск. филиала АН СССР, № 3.

Минервин В. Н., 1944. О водопойно-пастбищном режиме джейранов и овец в пустыне, Тр. Туркменск. филиала АН СССР, вып. V.

Модянов А. В., 1950. Сезонные изменения в обмене веществ у овец разных пород, Докл. ВАСХНИЛ, вып. 3.

Нечаева Н. Т., 1944. О сроках водопоя овец и верблюдов в пустыне, Тр. Туркменск. филиала АН СССР, вып. V.

Рустамов А. К., 1954. Птицы пустыни Кара-Кум, Ашхабад.

Соколов В. Д., 1951. Особенности водно-солевого питания каракульских овец в пустынях Средней Азии, Тр. Всесоюз. н.-иссл. ин-та каракулеводства, вып. V.

Ходашева К. С., 1953. Жизненные формы грызунов равнинного Казахстана и основные закономерности их географического распространения, Тр. Ин-та геогр. АН СССР.

Шульпин Л. М., 1939. Экологический очерк птиц Алма-Атинского государственного заповедника, Тр. Алма-Атинск. гос. заповедника.— 1940. Орнитология, Л.

ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

ТОМ XXXIV 1955 ВЫП. 4

ЧИСЛЕННОСТЬ НЕКОТОРЫХ БЕСПОЗВОНОЧНЫХ В КРАСНОЗЕМАХ ЧАЙНЫХ ПЛАНТАЦИЙ ГРУЗИИ

Д. Н. КОБАХИДЗЕ

Институт зоологии АН Грузинской ССР

Введение

Вредители наземных частей растений основных субтропических культур (чайного куста, цитрусовых) в районах влажных субтропиков Грузии почти полностью выявлены и частично изучены. Что касается почвенных обитателей влажных субтропиков Грузии, то они совершенно не затронуты изучением. Между тем обитатели почв влажных субтропиков Грузии представляют немалый теоретический и практический интерес.

Свои исследования мы начали с изучения фауны красноземов на плантациях чайного куста в Чаквинском чайном совхозе. При этом основной целью было установить количественные взаимоотношения некоторых беспозвоночных в основном типе почв под Чаквинскими чайными плантациями — в красноземах. В полевых исследованиях участвовал и старший научный сотрудник Института зоологии АН Грузинской ССР Г. Ф. Рекк.

Методика работы

Полевые исследования были проведены в 1951 г. в виде трех серий раскопок. Раскопки были сосредоточены на тех старых плантациях, где имеется местная ветрозащитная полоса из двухрядных полновозрастных криптомерий. Раскопки проводились как непосредственно под кроной ветрозащитных криптомерий, так и на самих плантациях на различном (1—2, 15—20 и 40—50 м) расстоянии от ветрозащитных насаждений. Каждая серия раскопок состояла из восьми проб площадью в 0,1 м^2 каждая, взятых как с северной, так и с южной стороны от ветрозащитных насаждений. Пробы были взяты глубиной в 25 см ввиду того, что учтенные животные глубже 5 см не попадались. Пробы разбирались на месте, учтенные животные определялись впоследствии в лаборатории. В табл. 1 приведены средние показатели учтенных животных при всех раскопках. Специальные раскопки были проведены для изучения количественного распределения Pheretima sp. (из Megascolecidae) на Чаквинских чайных плантациях.

Почвенный покров зоны влажных субтропиков Грузии состоит в основном из красноземных и подзолистых почв, а также почв разной степени заболоченности. Красноземы приурочены главным образом к холмам, подзолистые почвы в основном занимают выровненные террасы (Дараселия, 1949).

Красноземы, на которых были проведены учеты, формируются (Дараселия, 1949) на изверженных породах. В условиях целины глубина почвы достигает 100—120 см; гумусовый слой расположен на глубине в 18—25 см с содержанием перегноя 6—8% (на несмытых почвах). Эти почвы сильно обеднены щелочными и щелочно-земельными металлами и имеют

Таблица 1

Среднее количество беспозвоночных на 1 м² на красноземах Чаквинского чайного совхоза

Наименование группы учтенных животных	Под криптомериями		Среди чайных кустов, на расстоянии от полосы					
			1—2 м		16—20 м		40—50 м	
	север	юг	север	юг	север	юг	север	юг
Дождевые черви	263	90	60	112	62	53	35	58
Прочие „	40	18	32	85	28	13	20	62
Моллюски	2	2	3	2	3	3	3	5
Мокрицы	5	7	13	5	8	13	10	13
Многоножки-диплоподы	—	2	5	—	2	2	5	—
Многоножки-хилоподы	5	15	7	17	8	8	8	10
Ложноскорпионы	2	3	—	—	—	3	2	3
Пауки	15	10	12	10	12	8	13	8
Клещи	5	7	8	7	7	8	12	7
Проволочники	8	18	8	13	5	5	5	12
Медведки	—	—	—	2	—	3	3	—
Долгоносики (жуки)	—	—	—	2	—	—	—	—
„ (личинки)	—	2	2	—	—	—	—	—
Пластинчатоусые (личинки)	2	5	—	7	—	—	—	—
Навозники (жуки)	—	3	—	—	—	—	—	—
Жужелицы (жуки)	3	2	10	5	5	13	7	8
Прочие жуки	—	—	—	—	5	—	8	—
Двукрылые (личинки)	2	3	3	7	3	2	7	2
Совки (гусеницы)	—	—	8	—	2	2	2	—
Личинки разных насекомых	3	3	18	7	5	2	2	5
Всего	355	190	184	281	155	138	142	193
Среднее	272,5		232,5		146,5		167,5	

равномерное накопление полуторных окислов. Красноземы характеризуются высокой кислотностью (pH = 4,0—5,0).

Несмотря на тяжелый механический состав красноземов, этим почвам благодаря высокой агрегатности, свойственна большая скважность. Красноземы склонов характеризуются сравнительно глубоким залеганием грунтовых вод. Просачивание осадков в глубокие слои имеет существенное значение в водном балансе красноземов. Больше всего воды просачивается в осенние и зимние месяцы, меньше — весной. Резкие суточные колебания испарения влаги, безусловно, отрицательно отражаются на почвенных животных, населяющих почву у самой поверхности.

Основное количество учтенных животных было найдено не в самой почве, а на ее поверхности, покрытой растительными остатками, в подстилке. Эти растительные остатки накопляются на почве после ежегодной подрезки чайных кустов (приблизительно 3—4 т на 1 га плантаций), в результате естественного опадения устаревших листьев, опадения засохших побегов, цветов и семян чайного куста. Здесь же остается и разлагается большое количество сорняков после мотыжения или культивации (особенно на неполновозрастных плантациях). Как показали исследования (Джаши и Пирцхалаишвили, 1953), эта растительная труха улучшает водный режим почвы, способствует улучшению структуры почвы, лучшему использованию азотистых и других видов минеральных удобрений, тормозит развитие сорняков и эрозийные процессы. Эти же условия во многом определяют и развитие животного населения в почве.

Количество групп учтенных животных по отдельным участкам разнится: под кроной местной ветрозащитной полосы из полновозрастных криптомерий было найдено на 1 м² в среднем 272,5 особей; на чайной плантации, между чайными кустами, в различной отдаленности от местных ветрозащитных насаждений на 1 м² в среднем обнаружено от 146,5 до 232,5 особей. Разница в количестве учтенных животных по отдельным участкам в первую очередь связана с различным количеством растительных остатков. Максимальное количество учтенных животных под кроной местной ветрозащитной полосы обусловлено наличием там более или менее выраженной подстилки.

Количество учтенных животных по отдельным периодам учета разное: в июле — 1220 экз., в сентябре — 1820 экз., в октябре — 1885 экз. Увеличение суммарного количества к осени, повидимому, связано с окончанием размножения животных и их уходом на зимовку в землю (Гиляров, 1949).

Среди учтенных животных по численности выделяются дождевые черви (46,1%), много и насекомых (15,4%). Среди насекомых обнаружены вредные для чайного куста виды, как, например, проволочники (Agriotes spp.), хрущи (Polyphylla olivieri и Aserica japonica), совки (Agrotis segetum и A. ypsilon), медведка (Gryllotalpa gryllotalpa), которые встречались или под самой кроной местных ветрозащитных насаждений, или же недалеко от них на чайных плантациях. Эти разноядные насекомые не являются специфическими вредителями чайного куста, некоторые из них вообще широко распространены в Грузии.

Как и следовало ожидать, население почвы красноземов чайных плантаций количественно значительно отличается от почвенных обитателей других ландшафтных зон Грузии. В сухих степях (с полупустынными элементами) Самгорской равнины на 1 м² площади в среднем было 66 экз. беспозвоночных (Рекк, 1951). Наибольшее суммарное количество в красноземах чайных плантаций падает на дождевых червей, которых в красноземах влажных субтропиков больше (92 экз. на 1 м²), чем в сухой степной зоне Самгорской равнины (26 экз. на 1 м²). В буковом же лесу Лагодехского заповедника (Жижилашвили, 1941; Рекк, 1941) на 1 м² площади было найдено 1137 экз. беспозвоночных при значительном разнообразии групп учтенных животных; среди них клещи-орибатиды — 115 экз., клещи-лабидостомы — 27,9 экз., клещи-гамазиды — 41,1 экз., простигматические клещи — 12,3 экз., ногохвостки — 12,8 экз. Некоторые из обнаруженных здесь беспозвоночных вовсе отсутствовали в учетах как в почвах Самгорской равнины, так и в красноземах чайных плантаций.

Особое внимание было уделено нами количественному учету Pheretima sp. (табл. 2), который был отмечен и в почвах центральной части Колхидской низменности (около г. Поти). Мы указывали (Кобахидзе, 1950), что этот червь обитал только на осушенной части Колхиды и исключительно в верхнем слое почвы, где уже развивались субтропические

Таблица 2

Распределение Pheretima sp. по участкам

Наименование учетных участков	Средн. колич. особей на 1 м²
Старая плантация на террасах	8,6
Омоложенная в 1951 г. старая плантация	18,0
Старая плантация с несомкнувшимися кустами	52,0
Старая плантация с несомкнувшимися и семенными кустами	70,3
Старая плантация с сомкнувшимися кустами	89,8
Двурядная лесная ветрозащитная полоса из старых криптомерий	105,1

культуры. Повидимому, Pheretima sp. давно уже обитает в некоторых местах влажных субтропиков Грузии и по численности занимает значительное место среди других червей. Можно предполагать, что и впредь, постепенно проникая в новые местообитания, он будет более многочисленным, чем многие почвенные аборигены.

Полезная роль этого червя в улучшении почвенных условий не должна вызывать сомнений, и, следовательно, его, как полезного попутчика чайного куста, следует оберегать и даже искусственно вводить.

Выводы

1. Максимальное количество почвенных беспозвоночных на единицу площади обнаружено под пологом полновозрастных местных ветрозащитных насаждений из криптомерии. Колебания численности животных в почвах отдельных участков чайных плантаций обусловлены особенностями микросреды. Важным фактором, регулирующим численность почвенных обитателей, являются растительные остатки.

2. Основное количество почвенных беспозвоночных приурочено к поверхностному слою почвы (до 5 см глубины). Такая специфичность вертикального размещения связана с особенностями красноземов.

3. Среди обнаруженных беспозвоночных доминирующими являются черви (46,1% всех учтенных животных); сравнительно много и насекомых (15,4% всех учтенных животных, среди которых попадаются местные разноядные вредители чайного куста. Вообще же почвенная фауна беспозвоночных на чайных плантациях (в пределах учтенных групп) значительно беднее, чем та же фауна многих других ландшафтных зон Грузии. Исключение составляют дождевые черви, которые обильно заселяют почвы влажной субтропической зоны Грузии вообще и, в частности, почвы чайных плантаций.

4. Особый интерес представляет Pheretima sp. (из Megascolecidae), которого следует признать полезным попутчиком чайного куста; даже искусственное введение этого компонента в почвы чайных плантаций и в новые районы чаеразведения, несомненно, будет полезным.

5. В связи с особенностями микросреды почвенные обитатели в красноземах Чаквинских чайных плантаций обильнее на выровненных, низинных участках, чем на крутых террасах, не защищенных противоэрозийными мероприятиями.

6. В почвенных группировках учтенных беспозвоночных на Чаквинских чайных плантациях не обнаружены специфические «красноземные обитатели»; многие из них почти эврибионтные обитатели в Грузии. Найденные беспозвоночные не создают очагов потенциальных вредителей чайного куста, так как в почве таких специфических вредителей не найдено.

Литература

Гиляров М. С., 1949. Особенности почвы как среды обитания и ее значение в эволюции насекомых, М.— Л.

Дараселия М. К., 1949. Красноземные и подзолистые почвы Грузии и их использование под субтропические культуры, Тбилиси.

Джаши В. С. и Пирцхалаишвили С. К., 1953. О целесообразности оставления междурядных обрезков на чайных плантациях, Бюлл. Всесоюз. н.-иссл. ин-та чая и субтропических культур, № 2.

Жижилашвили Т. И., 1941. К изучению энтомофауны подстилки и почвы букового леса в Лагодехском заповеднике, Сб. «Лагодехский заповедник», изд. АН Грузинск ССР, Тбилиси.

Кобахидзе Д. Н., 1950. Распределение видов люмбрицид в почвах центральной части Колхидской низменности, Сообщ. АН Грузинск. ССР, т. XI, № 10.

Рекк Г. Ф., 1941. К изучению фауны подстилки и почвы букового леса в Лагодехском заповеднике, Сб. «Лагодехский заповедник», изд. АН Грузинск. ССР, Тбилиси.— 1951. Материалы к изучению почвенных беспозвоночных Самгорской равнины, Тр. Ин-та зоол. АН Грузинск. ССР, т. X.

ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

ТОМ XXXIV 1955 ВЫП. 4

ОБ ИЗМЕНЧИВОСТИ ОРГАНИЗМОВ [1]

Г. В. НИКОЛЬСКИЙ

Лаборатория ихтиологии Московского государственного университета им. М. В. Ломоносова

Проблема исторического развития органического мира на всех этапах истории естествознания была одной из основных проблем, занимавших умы естествоиспытателей. Исследователи всех времен и народов уделяли много времени и сил разработке этого вопроса. Огромная роль в этой работе принадлежит и философам. Все теории исторического развития органического мира являются приложением к природе той или иной философской системы, причем даже для своего времени обычно далеко не всегда наиболее прогрессивной. Так было и во времена Кювье, Жоффруа Сент-Илера и Ламарка, так было и во времена Дарвина. Представление об историческом развитии органического мира, о смене органических форм Кювье, Сент-Илера, Ламарка и Дарвина основано на том или ином философском представлении об историческом развитии. В частности, в основу теории Дарвина положены философские взгляды материалистов-метафизиков прошлых веков. Естественно поэтому, что в настоящее время, когда наша наука базируется на иной философии — на философии диалектического материализма — очень остро возникла потребность пересмотра и господствующего взгляда на развитие органического мира.

Еще К. Маркс и Ф. Энгельс совершенно четко показали ошибочность ряда основных положений теории Дарвина (трактовка изменчивости, борьба за существование, трактовка естественного отбора). Правильно указывая, что крупнейшей заслугой Дарвина является то, что он сделал почти общепризнанным материалистическое представление об исторической преемственности органических форм, классики марксизма в то же время подчеркнули недостаточность его теории, построенной на основе философии метафизического материализма и законах капиталистического общества того времени. В. И. Ленин показал, насколько представления К. Маркса и Ф. Энгельса относительно основных закономерностей исторического развития органического мира прогрессивнее, богаче содержанием, чем ходячая теория эволюции [2]. Только невниманием «цеховых натуралистов» [3] к философским основам своей науки можно объяснить то, что даже в нашей стране, где все отрасли науки должны базироваться на диалектико-материалистической философии, в биологии до последнего времени господствовал дарвинизм, признающий движущей силой исторического развития внешнее противоречие в виде конкуренции и считающий, что современные виды животных и растений развились из форм, первоначально созданных творцом (Дарвин, 1952, стр. 450). Я позволю себе в этой статье не останавливаться на разборе высказываний классиков марксизма об ошибочных положениях теории Дарвина. Рядом авторов, в том числе и мною, это частично уже сделано. Я позволю себе только еще раз возвратиться к рассмотрению представлений Дарвина об изменчивости.

[1] Печатается в дискуссионном порядке.
[2] В. И. Ленин, Сочинения, т. 21, стр. 38.
[3] А. И. Герцен, Избранные философские произведения, т. 1, стр. 95 и др.

Появление статей Т. Д. Лысенко, Н. В. Турбина и др., посвященных вопросам видообразования, показывает, насколько остро стоит вопрос о пересмотре наших взглядов на ход исторического развития органического мира, в первую очередь — на процесс видообразования. В связи с этим мне хотелось два слова сказать о ходе дискуссии о видообразовании, которая развернулась на страницах нашей печати. Несомненно, что в последнее время тон дискуссионных статей стал значительно более деловым и статьи содержат больше конкретного фактического материала, направленного на доказательство того или иного положения, развиваемого автором. Это, безусловно, будет способствовать успеху дела. Однако с сожалением приходится отметить, что все еще в статьях многих авторов мы сталкиваемся с отсутствием объективного анализа высказываний своих противников и с попытками приписать им то, чего они не говорили, и потом это «опровергнуть». Если мы хотим в споре добиться истины, то мы должны вспомнить слова Г. В. Плеханова, обращенные к его оппонентам; «...В течение спора ведите себя серьезно, внимательно вдумывайтесь в смысл наших слов, не приписывайте нам ваших собственных измышлений и не торопитесь с открытием у нас таких противоречий, которых ни у нас, ни у наших учителей нет и никогда не было. Согласны? Очень хорошо, давайте спорить» [4].

В связи со сказанным я должен остановиться на высказываниях по моему адресу некоторых товарищей во время дискуссии в Ленинградском государственном университете. Н. Л. Гербильский приписывает мне, что я будто бы рассматриваю уральского рипуса как особый вид и считаю его примером «внезапного видообразования». Однако в моей статье, в которой, кстати сказать, приведены и другие примеры быстрого изменения популяций рыб при пересадке в новые условия (севанская форель в Иссык-Куле, кефаль в Каспии), я говорю лишь о том (1953, стр. 822), что формообразование есть групповой процесс, происходящий в связи с изменением условий жизни в относительно короткий срок. Подобных примеров быстрого группового изменения популяций рыб, попавших в новые условия, можно привести много. Кроме приведенных мною в статье 1953 г., отмечу еще хотя бы исследование Р. А. Маиляном сигов оз. Севан. Р. А. Маилян (1954, стр. 6—7) показал, что за период, прошедший с момента акклиматизации сигов в этом озере, и сиг-лудога и чудской сиг сильно изменились и значительно отличаются от сигов тех водоемов, откуда они были взяты. Я не считаю, как это думают некоторые ихтиологи, что севанская форель в Иссык-Куле приобрела видовые отличия от типичной. Но дело не в этом — дело в том, что Н. Л. Гербильский и, к сожалению, некоторые другие выступавшие в дискуссии, выхватывая одни примеры и замалчивая другие, приписывая своим научным противникам то, чего они не думают, не только не способствуют познанию истины, но затрудняют его.

Основываясь на высказывании Н. Л. Гербильского, «опровергнувшего» факт порождения нового вида у представителей рода Coregonus и опуская упоминавшиеся в выступлении А. Г. Ломагина (1954, стр. 54) и Л. Н. Жинкина (1954, стр. 56) приведенные в моей же статье 1953 г. факты быстрого изменения акклиматизированной в Иссык-Куле севанской форели и изменения кефали, пересаженной в Каспий, руководитель семинара Д. К. Завадский (1954, стр. 90) также говорит об «опровержении» фактов превращения видов рыб, приводимых в литературе. Но ведь фактов «превращения видов рыб» в литературе не приводилось — зачем же понадобилось опровергать то, чего не было? А вот факты быстрого группового изменения у рыб есть, и о них надо говорить.

Два слова о выступлении Л. Н. Жинкина (1954, стр. 57—59). Оставляя на его совести ни на чем не основанное обвинение меня в отрицании исторического «принципа» Дарвина (видимо, речь идет об исторической преемственности органических форм), я бы попросил автора выступления, который считает, что есть органы, не имеющие биологического значения, привести хоть один пример органа или иного видового свойства, не имеющего приспособительного значения. Таких органов нет! Все органы, считавшиеся бесполезными (червеобразный отросток, крыло у страуса, крылышко у летающих птиц, висцеральные сосуды эмбрионов всех позвоночных), при более детальном исследовании оказались имеющими приспособительное значение.

Н. В. Турбин (1954, стр. 35) утверждает, что будто бы я, разделяя взгляды Т. Д. Лысенко, допускаю «возможность возникновения индивидуумов одного и того же вида от разных видов и возможность обратного превращения, что несовместимо с представлением о монофилетической эволюции». На самом деле я не разделяю этого взгляда Т. Д. Лысенко и говорю: «Мы не можем, однако, согласиться с Т. Д. Лысенко (1951) и некоторыми другими учеными, что приводимые ими факты нахождения зерен одного

---

[4] Г. В. Плеханов, К вопросу о развитии монистического взгляда на историю, Госполитиздат, 1949, стр. 147.

ныне существующего вида злака в колосе другого есть повторное видообразование. Не будучи ботаником, я не могу дать объяснение этим фактам, но, несомненно, признание этих фактов за видообразование заставило бы нас признать возможность полифилии и обратимости исторического развития, что несовместимо с диалектико-материалистическим пониманием развития» (Никольский, 1953, стр. 822).

Однако это частности. Мне представляется, что обсуждение вопросов видообразования страдает у нас еще одним, весьма существенным, недостатком. При просмотре дискуссионных статей создается впечатление, что дискуссия сводится к критике с позиций теории Дарвина ряда положений, высказанных Т. Д. Лысенко, одними учеными и защите этих положений другими учеными. Между тем задача дискуссии, несомненно, иная. Мы должны с позиций диалектического материализма и на основе имеющегося фактического материала вести разработку марксистско-ленинской теории исторического развития органического мира и с позиций этой теории оценить как теорию Дарвина, так и высказывания Т. Д. Лысенко. Сводить же дискуссию только к критике некоторых неправильных взглядов Т. Д. Лысенко и к реставрации, отстаиванию ортодоксального дарвинизма, как это часто сейчас имеет место, я считаю глубоко ошибочным.

Основы диалектико-материалистической теории развития органического мира уже заложены классиками марксизма. Эта теория качественно отлична от дарвинизма; хотя прогрессивные элементы учения Дарвина, как и других теорий исторического развития органического мира, входят в нее, но не как цельная концепция, а в снятом виде.

Эти общие замечания я позволил себе предпослать рассмотрению основного вопроса, которому посвящена статья.

Чарльз Дарвин (1952, стр. 139), характеризуя свое понимание естественного отбора, говорит: «Сохранение полезных индивидуальных различий или изменений и уничтожение вредных я назвал естественным отбором, или переживанием наиболее приспособленных». Индивидуальные изменения, по мнению Дарвина, в значительном большинстве своем не зависят от воздействия внешних условий. Дарвин говорит (стр. 177): «Подобного рода соображения и побуждают меня придавать менее веса непосредственному действию окружающих условий, чем какому-то стремлению к изменчивости в зависимости от причин, нам совсем неизвестных».

По Дарвину, эти индивидуальные (т. е. свойственные лишь единичным особям в популяции) особенности первоначально возникают как безразличные к среде. Если случайно они оказываются полезными, то подпадают под влияние отбора и закрепляются. Сам Дарвин для объяснения передачи по наследству свойств, появляющихся в результате индивидуальной изменчивости, должен был, как это правильно отметил еще Б. М. Житков (1922, стр. 6), прибегнуть к ошибочной теории пангенезиса, от которой сам же в конечном итоге отказался.

Однако хотя сам Дарвин и отказался от теории пангенезиса, его представления о внешнем противоречии как движущем факторе эволюции, о неопределенной изменчивости и передаче по наследству этих изменений сыграли большую роль в дальнейшем развитии идеалистических построений в биологии. По этому поводу К. А. Тимирязев писал: «Поэтому-то мне кажется, что многочисленные современные немецкие теории в этом направлении совершенно противны духу положительной науки и, к сожалению, должно сознаться, что толчок этому движению сообщил также Дарвин». И ниже: «Дети и внуки людей, воспитанных на Шеллингах и Окенах, почуяли что-то родственное в этих беспочвенных умозрениях, и вот как из решета посыпались различные «пластидули» (Геккель), «идиоплазмы» (Негели), «зародышевые плазмы» (Вейсман) и пр., и пр. для того, чтобы через двадцать лет вернуться к «зачаткам» Дарвина, но только под более щекочущим слух названием «панген» (Де-Фризе, 1889)» (Тимирязев, 1938, стр. 139).

Необходимо отметить, что представления Дарвина о неопределенной изменчивости и роли отбора легли в основу теории Вейсмана о зародыше-

вой плазме. Как известно, Вейсман в основу своих построений положил представление о неопределенной флюктуирующей изменчивости зародышевых клеток. Эта изменчивость и является той основой, на которой ведет свою работу естественный отбор. Флюктуирующая же изменчивость зародышевых клеток, по Вейсману, вызывается исключительно внутренними причинами. Вокруг представлений Дарвина о неопределенной индивидуальной изменчивости и роли отбора сейчас и идет наиболее острая борьба. Ибо само собой понятно, что принятие этих положений Дарвина позволяет полностью сохранить все основные положения моргановской генетики, т. е. свести роль среды только к внешнему толчку. Позволю себе напомнить, что, согласно представлениям Дарвина и современных представителей моргановской генетики, индивидуальная изменчивость у популяций видов, ее амплитуда и направленность не имеют приспособительного характера. Приспособление возникает только в результате выживания отдельных, случайно оказавшихся более приспособленными особей.

Представления Дарвина и его последователей о характере индивидуальной изменчивости, о борьбе за существование и естественном отборе неминуемо приводят к признанию 1) преадаптивности исторического развития (свойства особей возникают как безразличные к среде), 2) роли среды максимум как случайного одностороннего действия, 3) случайности хода исторического развития. Необходимо подчеркнуть, что представления Дарвина об индивидуальной изменчивости и естественном отборе суть звенья единой теории исторического развития органического мира. Эти представления неразрывно связаны с представлениями о постепенности хода исторического развития и представлениями о ведущей роли борьбы за существование в историческом развитии органического мира, т. е. ведущей роли внешнего противоречия в виде конкуренции.

Вряд ли нужно повторять, что теория развития органического мира, разработанная Дарвином,— в своей основе материалистическая теория; но эта теория основывается на метафизическом, механистическом материализме, на концепции о внешнем толчке, на внешнем противоречии, а не на концепции о единстве внешнего и внутреннего. А из уроков истории мы хорошо знаем, что от механистического материализма один шаг до идеализма и развитие учения Вейсмана и построений моргановской генетики из представлений Дарвина — закономерное явление. Не случайно и сам Дарвин в конце своей книги «Происхождение видов» обращается к творцу как создателю исходных форм животных и растений (Дарвин, 1952, стр. 450) и пишет, что его теория не противоречит теологическим построениям (стр. 443).

Построив свою теорию исторического развития органического мира на основе представления об индивидуальной неопределенной изменчивости, внешнем противоречии в виде конкуренции и творческой роли естественного отбора, Дарвин в то же время не мог не сталкиваться с существующими в природе действительными биологическими закономерностями. Хотя теория Дарвина не требовала признания существования в природе групповой изменчивости, адэкватной воздействию среды, не требовала признания приспособительных изменений организмов в результате взаимодействия со средой вне борьбы за существование, но Дарвин и в «Происхождении видов», и в «Происхождении домашних животных» неоднократно был вынужден останавливаться на подобных явлениях, пытаться их увязать с основами своей теории, а это неминуемо приводит к эклектизму и противоречивости его теоретических построений.

Как же обстоит дело в действительности?

Как и все свойства вида, индивидуальная изменчивость, ее направленность и амплитуда находятся в единстве со средой, являются приспособлениями к среде. Это имеет место как в животном, так и в растительном мире (см., например, Никольский, 1947 и др., Купревич, 1949; Герасимов, 1953; Дубинин, 1954).

Амплитуда изменчивости приспособительно меняется в зависимости от тех условий, в которых находится популяция. Чем разнообразнее условия, в которых живет популяция, тем больше амплитуда изменчивости свойств, являющихся приспособлением к этим условиям.

Для иллюстрации приспособительного значения амплитуды изменчивости мы проследили изменения амплитуды изменчивости и их связь с изменениями тех или иных элементов среды, приспособлением к которым исследуемый признак является.

В настоящей статье я вынужден ограничиться лишь рассмотрением результатов обработки материалов, собранных во время полевых исследований. Однако в данной области в настоящее время нами начаты и некоторые экспериментальные работы.

В качестве примера мы взяли изменения некоторых признаков у пескарей из р. Амура. Как хорошо известно, усики рыб являются приспособлением к отыскиванию пищи. Поэтому естественно было ожидать, что различия в обеспеченности пищей должны быть связаны с изменениями амплитуды изменчивости исследуемого признака. Как нам удалось раньше показать, чем выше обеспеченность популяции пищей, тем, как правило, у́же оказывается спектр питания рыб (Никольский, 1947, 1953). Поэтому для суждения об обеспеченности пищей я привожу также, кроме общей биомассы бентоса, еще и спектры питания отдельных популяций пескарей. Поскольку узость спектра питания может зависеть, естественно, и от бедности видового состава кормовой фауны, привожу также и число добытых нами видов бентических животных в тех водоемах, откуда исследованы популяции пескарей (табл. 1).

Таблица 1

Изменчивость длины усиков у обыкновенного пескаря (Gobio gobio cynocephalus Dyb.) в разных участках Амура и ее связь с обеспеченностью пищей

Место взятия пробы	Амплитуда изменчивости в %	Средн. квадр. отклонение	Коэф. вариации	Биомасса бентоса в г	Число видов бентоса	Число основных компонентов в пище
Р. Ингода	7—12	1,02	10,1	1,07	14	16*
Оз. Болонь	6—10	0,97	10,0	2,00	30—40	12
Оз. Удыль	6—9	0,62	8,1	11,388	20	11

* В пище найдены и не только бентические организмы.

Как видно из табл. 1, имеется прямая связь между обеспеченностью пищей (величиной биомассы бентоса, широтой спектра питания) и амплитудой изменчивости длины усиков — того признака, который связан с добыванием пищи. При низкой обеспеченности пищей амплитуда изменчивости длины усиков увеличивается, что позволяет популяции питаться более разнообразным кормом. Прямой связи широты спектра питания и амплитуды изменчивости длины усиков с разнообразием кормовой фауны не наблюдается. Сходную картину мы наблюдаем и в отношении другого вида амурских пескарей — пескаря Солдатова (Gobio soldatovi soldatovi Berg). Как видно из табл. 2, и у пескаря Солдатова наблюдается увеличение амплитуды изменчивости длины усиков в связи с ухудшением обеспеченности пищей.

Связь амплитуды изменчивости признака с изменчивостью того элемента среды, приспособлением к которому является признак, мы наблюдаем и в пределах одной популяции. Так, как известно, самцы амурского

Таблица 2

Изменчивость длины усиков у пескаря Солдатова (Gobio soldatovi soldatovi Berg) в разных участках Амура и ее связь с обеспеченностью пищей

Место взятия пробы	Амплитуда изменчивости в %	Средн. квадр. отклонение	Коэф. вариации	Биомасса бентоса в г	Число видов бентоса	Число основных компонентов в пище
Оз. Эворон	5—9	0,79	12,2	5,200	20	13
Оз. Кизи	6—9	0,67	9,0	14,208	25	4
Оз. Чля	5—9	0,74	10,5	9,944	20	6

лжепескаря [Pseudogobio rivularis (Bas.)] охраняют свою икру и по размерами крупнее самок. Необходимость охраны икры, связанная с длительным пребыванием на одном месте, неминуемо приводит к ухудшению условий питания и к необходимости питаться более разнообразной пищей. Сравнение изменчивости длины усиков у самцов и самок амурского лжепескаря показывает, что у самцов относительная длина усиков более изменчива, чем у самок (у самцов среднее квадратическое отклонение равно 0,51, у самок — 0,44, коэффициент вариации у самцов 14,6, у самок — 13,3). У другого вида пескаря — пескаря Солдатова — самцы не охраняют отложенную икру и по размерам меньше самок. Естественно предположить, что обеспеченность пищей несколько более крупных самок этого вида оказывается ниже, чем у самцов, что соответствующим образом связано и с изменчивостью усиков. Действительно, у самок пескаря Солдатова (проба из оз. Чля) изменчивость усиков больше, чем у самцов (у самцов среднее квадратическое отклонение равно 0,57, у самок — 0,64, коэффициент вариации у самцов равен 8,2, у самок —8,9).

Таким образом, и в пределах одной популяции различная амплитуда изменчивости усиков у самцов и самок также указывает на неодинаковую обеспеченность пищей разных полов и является приспособлением к этой разнице. То же самое наблюдается и у различных возрастных групп, точнее — на разных этапах онтогенеза. Как мне удалось показать на материале о возрастной изменчивости усиков у пескарей из Северного Казахстана, на разных этапах онтогенеза амплитуда изменчивости меняется, что связано с изменчивостью тех условий, в которых живет популяция. Сходная картина получена на этом же виде и Банареску для Румынии (P. Banarescu, 1954).

Это положение оказывается справедливым и для других признаков; так, как показали Годсил и Баерс (H. C. Godsil a. R. D. Byers, 1944, стр. 93—94), у тунца Thunnus thunnus L. относительная величина плавательного пузыря оказывается наиболее изменчивой у рыб длиной от 80 до 130 см, что связано, видимо, с более широким распространением в толще воды рыб этих размеров. При этом для разных признаков мы наблюдаем то увеличение изменчивости, если изменчивость условий жизни оказывается большей на поздних этапах онтогенеза, то, наоборот, уменьшение амплитуды изменчивости, если на поздних этапах условия жизни более стабильны. Известны и такие примеры, когда амплитуда изменчивости сначала увеличивается, а затем снова снижается. Я сейчас лишен возможности подробно рассмотреть приспособительное значение возрастных изменений амплитуды изменчивости, это будет мною сделано в другой статье.

Естественно, может возникнуть предположение, что популяции с большей амплитудой изменчивости усиков и по всем другим признакам, не связанным с обеспеченностью пищей, окажутся более изменчивыми. Для примера возьмем исследованные пробы обыкновенного пескаря из различных участков Амура и проследим изменчивость признаков, связан-

ных с иными элементами среды, в частности с прозрачностью воды и со скоростью течения. Как известно, амплитуда изменчивости прозрачности воды в водоемах, населенных пескарем, в районе оз. Болонь значительно больше, чем амплитуда изменчивости прозрачности в р. Ингоде и в оз. Удыль. В р. Ингоде пескарь живет только в русле реки с прозрачной водой, в районе оз. Удыль — главным образом в самом озере и в притоках с прозрачной водой, а в районе оз. Болонь он населяет водоемы с самой различной прозрачностью, как стоячие, так с медленным и с быстрым течением. Хорошо известно, что у рыб в связи с жизнью в воде с различной прозрачностью меняется величина глаз. Рассмотрим амплитуду изменчивости этого признака в связи с различиями в прозрачности водоемов, населяемых той или иной популяцией (табл. 3).

Таблица 3

Изменчивость диаметра глаза у разных популяций обыкновенного пескаря (Gobio gobio cynocephalus Dyb.) в Амуре

Место взятия пробы	Амплитуда изменчивости в %	Средн. квадр. отклонение	Коэф. вариации
Р. Ингода	5,2—7,0	0,44	7,2
Оз. Болонь . . .	5,0—7,5	0,51	8,3
Оз. Удыль . . .	5,0—7,0	0,31	5,2

Как видно из табл. 3, в отличие от того, что мы наблюдали в отношении усиков у обыкновенного пескаря в Амуре, которые были наиболее изменчивыми у популяции из Ингоды, диаметр глаза показывает наибольшую изменчивость у популяции из района Болони, т. е. из того района, где различия в прозрачности воды оказываются наибольшими. В районе Болони, как мы уже указывали, наиболее изменчивы и скорости течения. Здесь, в отличие, например, от Ингоды, пескарь живет как в стоячих водоемах, так и в водоемах с довольно быстрым течением. Посмотрим, как меняется амплитуда изменчивости признаков, связанных с приспособлением к движению в воде, обладающей различными скоростями течения. Мы взяли в качестве примера величину антедорсального расстояния и размеры различных плавников (табл. 4).

Сходная картина наблюдается и у популяций других видов рыб — амурского чебака (Leuciscus waleckii Dyb.), серебряного карася [Carassius auratus gibelio (Bloch).] и др.

Таким образом, мне думается, что изложенное с несомненностью позволяет сделать (или подтвердить сделанные ранее другими авторами) следующие выводы:

1. Индивидуальная изменчивость признаков у особей в популяции не независима от изменений условий среды, а находится в теснейшей связи с ними; она является (ее направленность и амплитуда) приспособлением к условиям жизни.

2. Чем менее стабилен тот или иной элемент среды, приспособлением к которому является тот или иной признак, тем больше изменчивость признака, и, наоборот, чем стабильнее условия жизни, тем меньше изменчивость популяции. По амплитуде изменчивости признаков в популяции мы можем судить об условиях жизни последней.

3. Индивидуальная изменчивость — и закономерное и случайное явление. Всякое индивидуальное изменение в одних отношениях случайно, в других закономерно.

4. Индивидуальная изменчивость — это и групповая «экологическая»

изменчивость; амплитуда индивидуальной изменчивости — такое же видовое приспособление, как и другие видовые свойства.

Представление Дарвина о характере связи амплитуды изменчивости со средой оказывается ошибочным. Напомню, что Дарвин считал наиболее изменчивыми признаки, не связанные со средой. По этому поводу он

Таблица 4

Изменчивость антедорсального расстояния и размеров плавников у различных популяций обыкновенного пескаря (Gobio gobio cynocephalus Dyb.) в Амуре

Место взятия пробы	Амплитуда изменчивости в %	Средн. квадр. отклонение	Коэф. вариации
Антедорсальное расстояние			
Р. Ингода	46—50	0,82	1,74
Оз. Болонь	43—50	1,49	3,24
Оз. Удыль	44—48	0,83	1,78
Длина основания спинного плавника			
Р. Ингода	11—14	0,67	5,5
Оз. Болонь	11—16	0,97	7,5
Оз. Удыль	11—15	0,63	5,1
Длина основания анального плавника			
Р. Ингода	6—9	0,62	9,6
Оз. Болонь	6—10	0,79	10,1
Оз. Удыль	6—9	0,54	7,1
Длина грудного плавника			
Р. Ингода	18—22	1,00	4,9
Оз. Болонь	18—23	1,05	4,9
Оз. Удыль	18—22	0,74	3,8

писал: «Части неразвитые (рудиментарные), по всеобщему признанию, крайне изменчивы. К этому предмету нам еще придется возвратиться; здесь я только замечу, что их изменчивость, повидимому, происходит от их бесполезности, вследствие чего естественный отбор не мог ограничивать этого стремления к уклонениям» (Дарвин, 1952, стр. 187).

Так же неверны представления Дарвина о роли отбора как «сита», отбирающего через борьбу за существование случайные, оказавшиеся полезными индивидуальные отклонения. Ошибочным является и представление Дарвина о постоянной творческой роли отбора, который «ежедневно, ежечасно расследует по всему свету мельчайшие изменения, отбрасывая дурные, сохраняя и слагая хорошие, работая неслышно, невидимо, где бы и когда бы только ни представился к тому случай, над усовершенствованием каждого органического существа...» (Дарвин, 1952, стр. 141).

Мне думается, что представления Дарвина о роли отбора должны быть коренным образом пересмотрены. Отбор не является ни творческим, ни специфически биологическим фактором. Ведь волны морские, уносящие мелкие частицы в глубину океана и отлагающие в зоне прибоя гальку, несколько глубже — гравий и еще глубже — песок, тоже совершают отбор. Отбор есть во всяком процессе, но отбор сам по себе ничего создать и ничего усилить не может. Он не является творческим фактором исторического развития. Творческая роль принадлежит конкретным взаимоотношениям организмов со средой. По этому поводу Ф. Энгельс совершенно правильно говорит: «Раздражение протоплазмы

Рис. 1. Окунь Perca fluviatilis L. из неогеновых отложений Западной Сибири (по материалам В. Н. Яковлева). Задняя часть тела несколько деформирована

Рис. 2. Окунь Perca fluviatilis L. из Лихвинских четвертичных отложений (по материалам В. Д. Лебедева)

и реакция протоплазмы имеются налицо всюду, где есть живая протоплазма. А так как протоплазма, благодаря действию медленно изменяющихся раздражений, подвергается таким же изменениям,— иначе она бы погибла,— то ко всем органическим телам *необходимо* применить одно и то же выражение, а именно приспособление»[5].

К. М. Завадский в своем вступительном слове на дискуссии по проблеме вида и видообразования, проходившей в Ленинградском государственном университете (Завадский, 1954, стр. 6), правильно указал, что наименее изученным является вопрос об истории вида. В лаборатории ихтиологии Московского университета (работы В. Д. Лебедева, В. Н. Яковлева и др.) за последние годы собран некоторый материал по этому вопросу. Эти материалы, особенно исследование В. Д. Лебедевым рыб из Лихвинских озерных отложений, с несомненностью показывают, что вид представляет собой относительную морфо-биологическую стабильность. Это относительно стабильное состояние может продолжаться не один миллион лет. При этом амплитуда изменчивости несколько меняется у различных популяций, но эти изменения не выходят за пределы видовой специфики. Закономерного же увеличения изменчивости в результате дивергенции под воздействием естественного отбора не наблюдается. В некоторых случаях мы наблюдаем даже некоторое уменьшение амплитуды изменчивости. Так, например, как установлено В. Н. Яковлевым, амплитуда изменчивости по ряду пластических признаков у неогенового окуня из водоемов Западной Сибири была несколько больше, чем у современного, но не выходила за пределы таковой, свойственной для окуня как вида. По счетным признакам изменчивость плиоценового окуня была, как ясно из приводимых данных (ископаемые исследованы по 16 экз.), видимо, очень близка к изменчивости современного (табл. 5).

Таблица 5

Изменчивость счетных признаков у современного и плиоценового окуня Западной Сибири (по В. Н. Яковлеву)

Признаки	Ныне живущий окунь	Плиоценовый окунь
Число лучей в спинном плавнике	XIII—XVII, I—III, 13—15	XII—XIV, 16 (жесткие и мягкие)
Число лучей в анальном плавнике	II, 7—10	II, 7—8
Число позвонков . . .	39—42	39—40

Та же картина наблюдается и при сравнении изменчивости окуня из Лихвинских и более поздних отложений с изменчивостью современного (рис. 1 и 2).

В табл. 6 показана амплитуда изменчивости жаберной крышки у окуня из неолита бассейна р. Онеги и у некоторых современных популяций окуня. Как видно из приводимых данных, амплитуда изменчивости может быть большей или меньшей как у ныне живущих, так и у ископаемых популяций в зависимости от того, в каких условиях существует популяция. Закономерного же, направленного в ту или иную сторону изменения амплитуды изменчивости у современных популяций, по сравнению с ископаемыми, не наблюдается. Так, например, изменчивость жаберной крышки у обыкновенного окуня и 5 тысячелетий тому назад и сейчас почти сходна.

[5] Ф. Энгельс, Анти-Дюринг, Госполитиздат, 1953, стр. 321.

Все изложенное выше еще раз с несомненностью показывает, что представления Дарвина о неопределенной изменчивости и творческой роли отбора не соответствуют ни фактам, ни диалектико-материалистическому пониманию исторического развития. Они основываются на разрыве внешнего и внутреннего, на признании только постепенного хода

Таблица 6

Изменчивость жаберной крышки у современных и ископаемых окуней

Место взятия пробы	Амплитуда изменчивости в % от длины жаберной крышки	Средн. квадр. отклонение	Коэфф. вариации
Относительная длина шипа			
О. Лаче (ископаемые)	113—135	5,06	4,14
зз. Лопата (современные)	113—133	4,56	3,16
Оз. Орешное (современные)	113—133	4,56	3,70
Относительная длина нижнего края крышки			
Оз. Лаче	113—135	4,20	3,96
Оз. Лопата	113—131	4,45	3,64
Оз. Орешное	113—135	5,08	4,10

исторического развития. Основная ошибка Дарвина — ошибка, которая и позволила на основе построений Дарвина развиться вейсманизму, заключалась в недоучете роли среды в формообразовании, в историческом развитии органического мира.

Об этой ошибке Дарвина говорил еще И. И. Мечников, который в своей рецензии на «Происхождение видов» писал: «Все эти недостатки (теории Дарвина.— *Г. Н.*) происходят от слишком поверхностного взгляда на влияние внешних условий на организмы, что составляет, конечно, главный факт организации и жизни; автор, несмотря на свои сведения из области геологии, нимало не остановился на природе и значении изменений внешних условий. Итак, рассмотревши сочинение Дарвина даже самым поверхностным образом, мы все же должны признать несостоятельность его теории в самых главных существенных ее положениях» (Мечников, 1950, стр. 672).

Эту свою ошибку осознал и сам Дарвин. По этому поводу он писал Морицу Вагнеру 13 октября 1876» г.: «По моему мнению, величайшая ошибка, которую я допустил, заключается в том, что я придавал слишком мало значения прямому влиянию окружающей среды, т. е. пищи, климата и т. д., независимо от естественного отбора» (Дарвин, 1950, стр. 251). Не отрицая положительной роли теории Дарвина в развитии биологии, я все же должен еще раз подчеркнуть, что в настоящее время задача, стоящая перед нами, биологами, заключается не в реставрации дарвинизма, а в разработке диалектико-материалистической теории исторического развития органического мира.

Литература

Герасимов Н. П., 1953. О некоторых факторах видообразования и о значении их для стратиграфии, Мат. палеонтол. совещания по палеозою, Изд-во АН СССР.
Гербильский Н. Л., 1954. Дискуссия по проблеме вида и видообразования, выступление в прениях, Вестн. ЛГУ, № 10.

Дарвин Ч., 1950. Избранные письма, Изд-во иностр. лит-ры.— 1952. Происхождение видов, Сельхозгиз.
Дубинин В. Б., 1954. Понятие о виде у паразитических животных. Тр. проблем. и тематич. совещаний в ЗИН АН СССР, вып. IV.
Жинкин Л. Н., 1954. Дискуссия по проблеме вида и видообразования, выступление в прениях, Вестн. ЛГУ, № 10.
Житков Б. М., 1922. Возрастная изменчивость и эволюция, М.
Завадский К. М., 1954. Дискуссия по проблеме вида и видообразования, вступление и заключительное слово, Вестн. ЛГУ, № 10.
Крыжановский С. Г., 1953. О видообразовании, Зоол. журн., т. XXXII, вып. 6.
Купревич В. Ф., 1949. Проблема вида у гетеротрофных и автотрофных растений, Комаровские чтения. 1, Изд-во АН СССР.
Ломагин А. Г., 1954. Дискуссия по проблеме вида и видообразования, выступление в прениях, Вестн. ЛГУ, № 10.
Маилян Р. А., 1954. Сиги озера Севан (автореф. дисс.), АН Армянск. ССР.
Мечников И. И., 1950. Избранные произведения, Изд-во АН СССР.
Никольский Г. В., 1947. О пищевых отношениях пресноводных рыб и их динамике во времени и пространстве, Изв. АН СССР, серия биол., вып. 1.— 1953. О закономерностях пищевых отношений у пресноводных рыб, Очерки по общ. вопросам ихтиол., Изд-во АН СССР.— 1953а. О некоторых вопросах проблемы вида, Зоол. журн., т. XXXII, вып. 5.
Тимирязев К. А., 1938. Собрание сочинений, т. V, Сельхозгиз.
Banarescu P., 1954. Biometrische und systematische Studien an Gobio gobio aus Rumanien, Vestn. Ceskoslov. Zool. Společnosti, sv. XVIII.
Godsil H. G. a. Byers R. D., 1944. A systematic study of the Pacific Tunas, Fish. Bull., No. 60, Sacramento.

ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

ТОМ XXXIV 1955 ВЫП. 4

ЭКОЛОГО-ФИЗИОЛОГИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ «ЖИЗНЕННЫХ ФОРМ» ГРЫЗУНОВ ЛЕСОСТЕПИ И СТЕПЕЙ ЛЕВОБЕРЕЖЬЯ УКРАИНЫ И ЕВРОПЕЙСКОЙ ЧАСТИ РСФСР[1]

Н. И. КАЛАБУХОВ

Научно-исследовательский институт Министерства здравоохранения СССР

Понятие «жизненная форма», введенное издавна в экологическую терминологию, характеризует сходные свойства различных по происхождению и по систематическому положению организмов, обладающих одинаковыми приспособлениями к обитанию в одной и той же среде (Кашкаров, 1945).

Таким образом, характеристика «жизненных форм» отражает именно те непосредственные связи организма и среды, которые определяются повседневным и глубоким влиянием условий существования и факторов воздействия на растения и животных. Эти особенности всегда являются приспособлениями в полном смысле этого слова, в то время как некоторые другие признаки и отличия организмов, относящихся к одной и той же «жизненной форме», могут быть связаны с историей филогенетического развития этих животных и растений и отражают взаимоотношения с внешней средой, слагавшиеся в прошлом (как, например, некоторые рудиментарные органы). Наконец, многие адаптивные признаки представителей одной и той же «жизненной формы» могут быть совсем несходными, потому что связаны с особенностями их приспособления к различным условиям существования. Таким образом, выделение «жизненных форм» служит существенным и крайне полезным способом оценки именно сходного влияния внешней среды на различные организмы.

Сотрудники и ученики Д. Н. Кашкарова первыми в нашей стране изучали конкретные «жизненные формы» животных. Я хочу напомнить о статье И. И. Колесникова (1934) о баклане и прекрасном исследовании Л. М. Шульпина (1939), посвященном птицам Алма-Атинского заповедника. Автор последней работы, разделяя всех представителей орнитофауны заповедника на пять основных групп по питанию (насекомоядные, зерноядные, питающиеся беспозвоночными, позвоночными и всеядные), относит разные виды к различным приспособительным типам по характеру их пищевой и двигательной активности, по распределению по ярусам и биотопам и т. д. (см. также Шульпин, 1940).

Эта плодотворная линия экологических исследований развивается и ныне в советской зоологии. В книге «Очерки сравнительной экологии мышевидных грызунов» (1948) Н. П. Наумов дает классификацию «жизненных форм» этих зверьков. А. Г. Воронов (1947, 1954) в своих исследованиях о связи грызунов с растениями также характеризует все своеобразие отдельных их групп по характеру питания. Недавно опубликована работа ученицы А. Н. Формозова К. С. Ходашовой (1953), посвященная «жизненным формам» грызунов Казахстана.

[1] Доложено на пленарном заседании III Экологической конференции в Киеве 6 декабря 1954 г.

Сравнение приспособлений грызунов и насекомоядных при постепенном переходе от наземного образа жизни к земноводному и водному выполнено Н. К. Верещагиным (1939) и Н. С. Гудковой-Аксеновой (1951). Приспособительные типы различных форм китообразных недавно выделил А. Г. Томилин (1954).

Широко применяется выделение «жизненных форм» и в советской энтомологии. Напомню здесь об интересных исследованиях К. В. Арнольди (1937) по муравьям, И. В. Кожанчикова (1949, 1951) по бабочкам и Г. Я. Бей-Биенко (1951) по прямокрылым.

Недавно Г. А. Мазохин-Поршняков (1954) опубликовал статью, в которой выделил среди чешуекрылых ряд «жизненных форм» с учетом особенностей их развития на различных стадиях онтогенеза.

Поэтому мы вправе сказать, что необоснованные возражения против выделения «жизненных форм» (Афанасьев, 1953) являются прямым следствием игнорирования основного положения мичуринской биологии—представления о глубочайших взаимосвязях организма и среды — и забвения руководящего принципа учения Дарвина об относительности приспособлений и обязательной проекции признаков на конкретные условия среды.

В настоящей статье мы делаем попытку показать разнообразие «жизненных форм», или приспособительных типов, как их несмело называют некоторые зоологи, почему-то не пользующиеся этим точным понятием, на примере грызунов степей зоны юга Украины и Европейской части РСФСР и прилегающих районов лесостепи.

Изучение экологических и физиологических особенностей различных видов грызунов, обитающих в лесостепной зоне и в степях между Днепром и Волгой — в пределах левобережья Украины, Каменской, Ростовской и Астраханской областей и Ставропольского и Краснодарского краев, осуществлявшееся автором в течение трех десятилетий — начиная с 1925 г., позволяет обосновать все значение этих аналогичных, конвергентных изменений в организме, являющихся результатом влияния одинаковых внешних условий на виды грызунов, относящиеся к разным по систематическому положению и филогенетическому родству группам, семействам и родам.

При этом наш подход к выделению «жизненных форм» был несколько отличным от обычного. Мы не будем характеризовать их разнообразие в пределах одного биоценоза, в зависимости от особенностей образа жизни и распределения по ярусам или биотопам и по экологическим «нишам», но сравним зверьков, обитающих на разных пространственных участках — биотопах — изучаемой зоны, т. е. представителей различных биоценозов.

В первый период этих исследований (1925—1933 гг.) автор работал в Каменской и Ростовской областях и Ставропольском крае, выполняя часть работы совместно с В. В. Раевским, а в 1934—1940 гг.— на левобережье Украины и в Предкавказье, при участии В. П. Бабенышева (1938), В. М. Родионова, П. Н. Степанова (1938) и П. А. Янушко (1938). С 1947 г. исследования велись на левобережье Украины (Харьковская, Сталинская и Запорожская области), в Крыму и северо-западном Прикаспии (Ставропольский край и правобережье Астраханской области), совместно с группой сотрудников кафедры экспериментальной экологии Харьковского государственного университета (Н. М. Ладыгина, Г. И. Волчанецкая, Т. И. Шилова) и специализировавшимися при кафедре студентами — А. А. Благоверовой, Е. А. Бондаренко, Г. Т. Герасименко, А. С. Дмитренко, Л. С. Ивановой, М. С. Медведевой, А. С. Марковой, О. Т. Мовчаном, И. А. Бененсон, И. А. Савельевой, В. В. Сивковым и М. Г. Фридман.

Наконец, в 1951—1953 гг. мы вели исследования в Астраханской области совместно с сотрудниками Приволжской противоэпидемической станции В. М. Михайловым и В. А. Пряхиным.

В этих исследованиях автор руководствовался уверенностью в том, что ведущую роль в возникновении приспособлений к внешней среде, характеризующих «жизненные формы» грызунов, несомненно, играют те условия среды их обитания, которые определяются особенностями биоценозов, куда эти виды входят, и, в частности, их пищевыми связями, а также свойствами биотопов, являющихся субстратом для передвижения грызунов и сооружения ими убежищ и жилищ. Поэтому «жизненные формы» изученных нами видов грызунов входят в четыре основные биоценотические группировки, характеризующиеся также определенными биотопами.

1. Целинная степь или старая залежь, т. е. биотопы, характеризующиеся плотной и сухой почвой с дерновым покровом, относительно незначительной высотой травостоя и резкими суточными и сезонными колебаниями условий микроклимата; общая окраска фона биотопов — зеленая в короткий период вегетации и зеленовато-серая ранней весной, летом и осенью.

2. Песчаные и супесчаные полупустыни, т. е. биотопы, характеризующиеся легкой и рыхлой сухой почвой с редким травостоем и сезонными и суточными изменениями микроклимата, отличающегося от описанного для степи высокой температурой в дневные часы и в летний и зимний периоды; общая окраска фона биотопов — зеленая в короткий период вегетации растений весной и желтовато-серая в конце весны, летом и осенью.

3. Пашни, посевы и молодые залежи, т. е. биотопы с нарушенным дерновым покровом и разрыхленной почвой, характеризующиеся резкими колебаниями высоты и густоты травостоя произрастающих там культурных растений (что зависит как от видового состава культуры, так и от агротехнических сезонов), и соответственно — с резкими изменениями микроклимата в период вегетации этих растений, в общем сходного с микроклиматом степи; общая окраска фона биотопов — яркозеленая в начальный период вегетации и черновато-серая ранней весной и после уборки урожая.

4. Леса, лесополосы и заросли кустарника, т. е. биотопы с относительно рыхлой и влажной почвой, с обильной подстилкой из опавших листьев и хвои и с микроклиматом, сезонные и суточные изменения которого смягчены влиянием древесной и кустарниковой растительности на степень инсоляции почвы, испарения влаги и распределения снега; общая окраска фона биотопов — красновато-коричневая, цвета лесной подстилки.

Обитание животных в условиях этих четырех биоценозов и привело к образованию четырех соответственных основных «жизненных форм» грызунов, различающихся по некоторым морфологическим признакам, окраске, характеру питания и передвижения, суточной активности и особенностям терморегуляции.

1. На целинной степи и старых залежах — зеленоядные, бегающие грызуны, ведущие в основном дневной образ жизни, с удлиненным телом и укороченными конечностями, хвостом и ушами; окраска шерсти сверху коричнево-серая или желтовато-серая (суслики крапчатый — Citellus suslica и малый — C. pygmaeus, пеструшка степная — Lagurus lagurus; рис. 1, *А*). Напомню, что в этой же зоне ранее широко обитал сурок-байбак (Marmota bobac), экологические особенности которого также вполне соответствуют этой характеристике.

2. В условиях песчаной полупустыни — семено-клубнеядные, прыгающие грызуны, ведущие в основном ночной образ жизни, с большими конечностями и длинными хвостом и ушами; окраска меха сверху песчано-желтая или песчано-коричневая (емуранчик — Scirtopoda telum, песчанки полуденная и гребенщиковая — Meriones meridianus и M. tamariscinus; рис. 1, *Б*).

3. На пашнях и посевах — зелено-зерноядные, бегающие грызуны, активные в любое время суток, с конечностями относительно короткими или

Рис. 1. Соотношения пропорций тела и конечностей и окраска грызунов целинной степи *(А)* и грызунов песчаной полупустыни *(Б)*

1 — суслик крапчатый, *2* — суслик малый, *3* — степная пеструшка, *4* — емуранчик, *5* — песчанка гребенщиковая, *6* — песчанка полуденная (ширина тела грызунов в области таза у всех зверьков взята одинаковой)

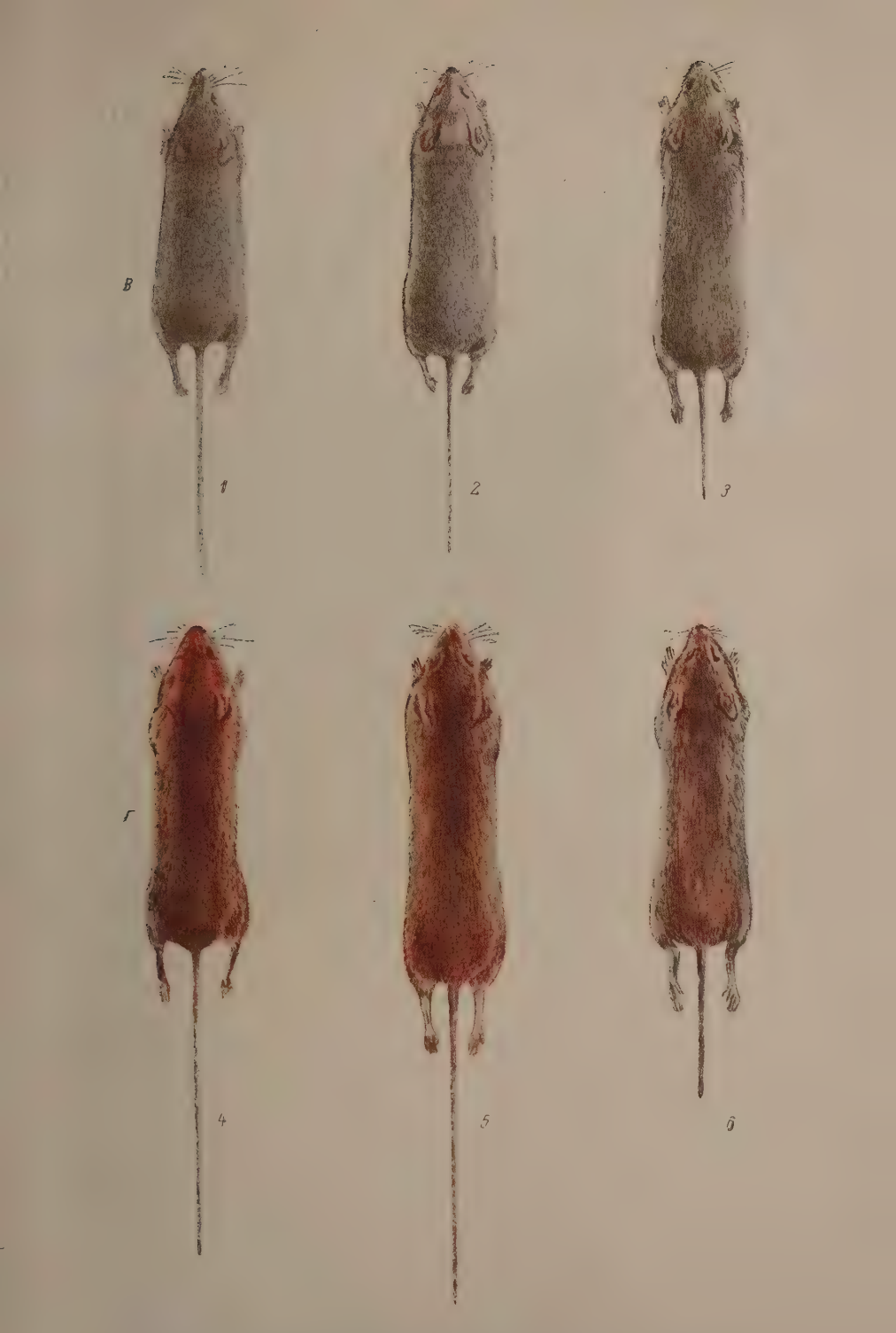


Рис. 1 (продолжение). Соотношения пропорций тела и конечностей и окраска грызунов пашни и посевов *(В)* и лесных грызунов *(Г)*

1 — домовая мышь, *2* — курганчиковая мышь, *3* — серая полевка, *4* — лесная мышь, *5* — желтогорлая мышь, *6* — рыжая полевка (ширина тела взята одинаковой)

среднего размера, с длинными хвостом и ушами; окраска сверху коричнево-серая (полевка обыкновенная — Microtus arvalis, мыши домовая и курганчиковая — Mus musculus и M. m. hortulanus).

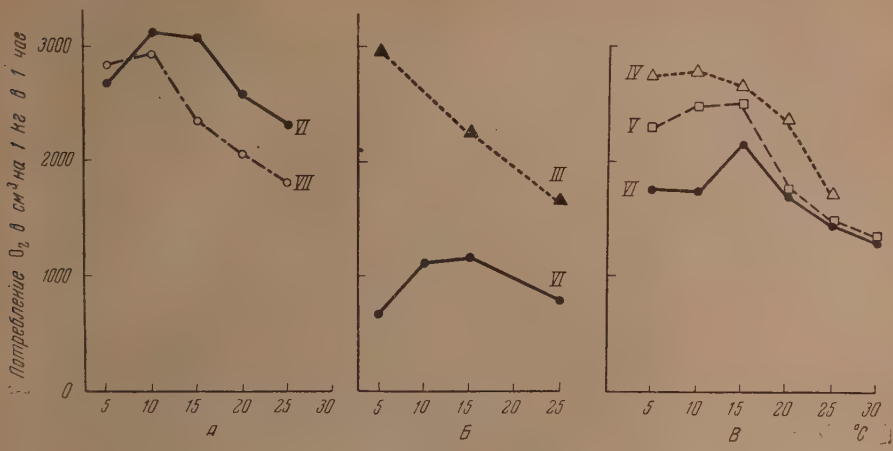


Рис. 2. Влияние температуры на потребление кислорода сусликами в весенне-летний период

А — крапчатый суслик (Харьковская обл., по И. А. Бененсон), *Б* — малый суслик («Черные земли», по О. Т. Мовчану), *В* — малый суслик (Западный Казахстан, по В. П. Козакевичу). Римскими цифрами обозначены месяцы, в которые производились наблюдения

4. В лесах, полезащитных полосах и зарослях кустарников — семеноядные, бегающие ночные грызуны, с конечностями относительно короткими или среднего размера, с длинным хвостом и ушами; окраска сверху

Таблица 1

Влияние температуры воздуха на изменение температуры тела крапчатых и малых сусликов (Citellus suslica и C. pygmaeus)

(При охлаждении их в течение 1 часа)

Вид сусликов	Место наблюдений	Период исследования	Изменение т-ры тела (в °С) после содержания в течение 1 часа при т-ре					Автор
			5°	10°	15°	20°	25°	
Крапчатый	Харьковская обл.	7—10.IV	—2,0	*	*	*	*	В. В. Сивков и И. А. Бененсон
То же	„ „	12—30.VI	—1,5	—1,3	—0,5	—0,2	+1,0	Они же
„ „	„ „	5—11.VII	—2,9	—2,9	—1,0	+0,1	+0,7	„ „
Малый	„ „	7—10.IV	—3,0	*	*	*	*	В. В. Сивков и Л. С. Иванова
То же	„ „	12—30.VI	—5,5	—2,4	—1,8	*	—0,8	Они же
„ „	„ „	5—11.VII	—7,7	—2,3	—2,0	*	—0,8	„ „
„ „	Западный Казахстан	6—14.VI	—2,9	—0,7	—0,3	0	0	В. П. Козакевич
„ „	То же	10—19.V	—3,7	—1,8	—0,6	—0,1	—0,5	Он же
„ „	„	1—19.VI	—5,3	—3,3	—1,1	—0,2	+0,4	„ „

Условные обозначения: „+“ повышение и „—“ понижение температуры по сравнению с начальной, „*“ измерение температуры не производилось.

красновато-коричневая (полевка рыжая — Clethrionomys glareolus, мыши лесная и желтогорлая — Apodemus silvaticus и A. flavicollis).

Отношение этих «жизненных форм» грызунов к влиянию внешних условий при рассмотрении связей организма и среды в период активности зимоспящих видов выражается следующими особенностями.

Для обитателей степи и старых залежей в весенне-летний период характерна относительная стойкость к колебаниям внешней температуры как в сторону понижения, так и повышения при явной чувствительности к сильному перегреву, влекущей за собой сезонные изменения распределения характерной для них дневной активности.

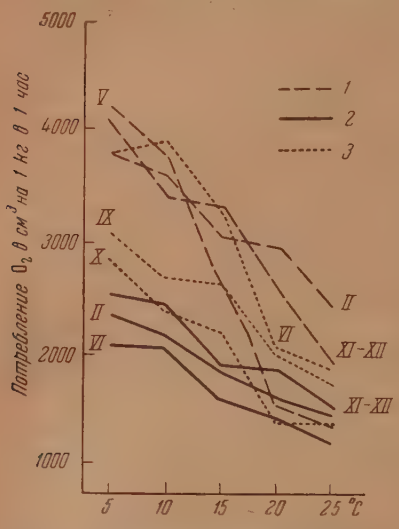


Рис. 3. Влияние температуры на потребление кислорода грызунами песчаной полупустыни в разные сезоны

1 — полуденная и *2* — гребенщиковая песчанки (по Н. И. Калабухову и В. А. Пряхину, 1954), *3* — емуранчик (по В. М. Михайлову, 1955)

О том, что крапчатый и малый суслики в период своей активности — весной и в начале лета — мало чувствительны к охлаждению, говорят данные, полученные в 1950—1952 гг. в Крыму, Харьковской и Астраханской областях О. Т. Мовчаном (1953), В. В. Сивковым, И. А. Бененсон и Л. С. Ивановой и в 1952 г. в Западном Казахстане — В. П. Козакевичем (см. Калабухов, 1954, 1955) (рис. 2 и табл. 1).

Из данных табл. 1 следует, что пребывание в течение часа при 5° весной приводит к понижению температуры тела сусликов не более чем на 2—3°, а мае-июне на 3,7—5,5°. Обычно летом такого охлаждения зверьки не испытывают даже в утренние часы и никогда не проводят на поверхности почвы непрерывно столь длительное время (Варшавский, 1938, 1941).

Относительная чувствительность этих двух видов грызунов к перегреву ярко выражена в зависимости их дневной активности в разные сезоны года от температуры воздуха и интенсивности солнечной радиации. Одновершинная кривая их дневной активности в ранневесенний период, когда температура воздуха еще невысока, переходит в конце и начале лета в двухвершинную в результате подавления активности сусликов в полуденные часы (Варшавский, 1938, 1941; Калабухов, 1939, 1950, 1954; Мовчан, 1953; Тихвинский и Соснина, 1939). Сходные же данные получены А. И. Крыльцовым (1954) для степной пеструшки, активность которой в жаркое время года (в июне) приурочена к вечерним и ночным часам и становится дневной осенью (в сентябре).

Наконец, В. Л. Шевченко при содержании 11—27 мая 1954 г. степных пеструшек под лучами солнца установил, что длительность их выживания в этих условиях составляет в разное время дня:

при начале опыта в 8 ч. 47 м. — 8 ч. 54 м. от 1 ч. 26 м. до 1 ч. 58 м. (2 экз.)
„ „ „ в 11 ч. 53 м. —12 ч. 47 м. от 6 до 12 мин. (12 экз.)
„ „ „ в 13 ч. 55 м. —14 ч. 35 м. от 5 до 15 мин. (11 экз.)

Н. А. Мокриевич, изучая влияние температуры среды на потребление кислорода степными пеструшками в условиях Западного Казахстана, также обнаружил, что в отличие от лесного (рыжая) и «полевого» (серая) видов полевок (рис. 5), «критическая температура», т. е. зона минималь-

ного обмена у них близка к 20°, в то время как при 25, 30 и 35° интенсивность дыхания резко возрастает.

Для обитателей песчаной полупустыни — емуранчика и песчанок — характерна чувствительность к охлаждению, несмотря на ночной образ их жизни.

На рис. 3 мы приводим кривые химической терморегуляции для песчанок и емуранчика (по Калабухову и Пряхину, 1954, и Михайлову, 1955), из которых следует, что эти зверьки значительно более чувствительны к охлаждению, чем суслики, хотя последние являются дневными и зимоспящими грызунами. Понижение температуры воздуха до 5° нарушает терморегуляцию емуранчиков даже в весенний период, в то время как у сусликов этого не наблюдается. Лишь гребенщиковые песчанки, обитающие на относительно влажных биотопах, и сравнительно крупные зверьки мало реагируют на понижение температуры воздуха.

Рис. 4. Влияние температуры на потребление кислорода мышами в разные сезоны

1 — курганчиковая и 2 — домовая мыши (по Н. М. Ладыгиной, 1952, 1953), 3 — желтогорлая мышь (по Н. И. Калабухову, 1951, 1953)

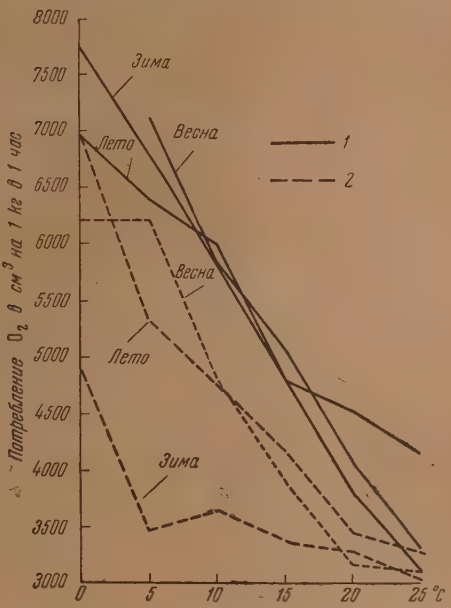


Рис. 5. Влияние температуры на потребление кислорода полевками в разные сезоны

1 — серая полевка, 2 — рыжая полевка (по Г. И. Волчанецкой, 1953)

Для обитателей пашни и посевов характерна чувствительность как к перегреву, так и к охлаждению, связанная с несовершенством терморегуляции у этих видов и обитанием их в условиях изобилия пищи. Об этой зависимости говорят данные Н. М. Ладыгиной (1952, 1954), М. С. Медведевой (1950) и Г. И. Волчанецкой (1953), изучивших показатели интенсивности потребления кислорода, химической терморегуляции, теплопроводности меха и реакции на градиент температуры у домовых и курганчиковых мышей и серых полевок. На рис. 4, 5 и 6 приведены данные исследований указанных авторов.

Отмеченные особенности в свою очередь влекут за собой соответствующее распределение активности грызунов в течение суток, связанное с чередованием относительно коротких периодов их пребывания на поверхности земли и покоя в норах (Наумов, 1949; Ладыгина, 1954; Тупикова и Кулик, 1954).

Для лесных грызунов характерны малая чувствительность к охлаждению и невысокая стойкость к перегреву, связанные с ночным образом жизни этих зверьков и относительно низкой температурой их местообитаний, защищенных древесной растительностью и лесной подстилкой в летние месяцы.

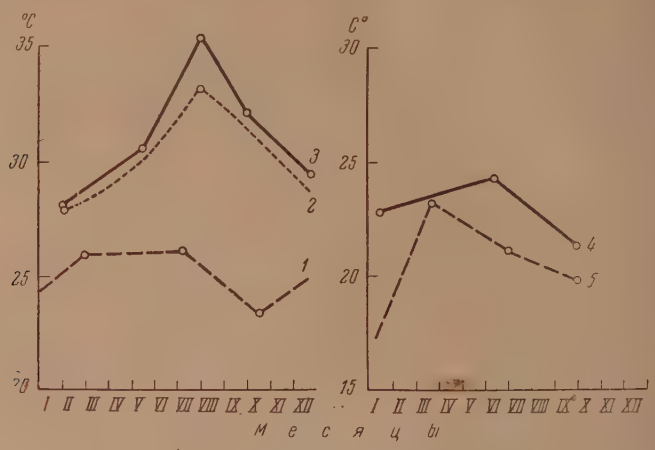


Рис. 6. Сезонные изменения предпочитаемой температуры у мышей и полевок

1 — желтогорлая мышь (по Н. И. Калабухову, 1950, 1953), *2* — курганчиковая и *3* — домовая мыши (по Н. М. Ладыгиной, 1952, 1954), *4* — серая полевка, *5* — рыжая полевка (по Г. И. Волчанецкой, 1953)

Об этих особенностях зависимости лесных зверьков от влияния температуры среды мы можем судить по данным об их химической терморегуляции и реакции на градиент температуры, полученным для лесной и желтогорлой мышей нами (Калабухов, 1939, 1940, 1946, 1950, 1953), а для рыжей полевки — Г. И. Волчанецкой (1953) и приведенным на рис. 4, 5 и 6.

Эти кривые резко отличают лесных зверьков от предыдущей группы — обитателей пашен и посевов (хотя они относятся к тем же подсемействам — мышей и полевок) не только по абсолютному уровню интенсивности обмена веществ (по потреблению кислорода) и предпочитаемой температуре, но — что весьма важно — и по характеру изменения первого из этих показателей по сезонам.

У полевых грызунов сезонные изменения химической терморегуляции или нечетко выражены (серая полевка), или связаны с ее усилением в осенне-зимний период по сравнению с летним. У лесных же зверьков в зимний период происходит резкое уменьшение уровня энергетических затрат этим путем, очевидно, за счет развития приспособлений, обеспечивающих физическую терморегуляцию, т. е. уменьшение теплоотдачи.

При сравнении на рис. 6. сезонных изменений предпочитаемой температуры у домовой и курганчиковой мышей и серой полевки с теми же показателями для желтогорлой мыши и рыжей полевки мы можем обнаружить следующее:

1. У «полевых» грызунов этот показатель всегда выше, чем у «лесных» представителей той же группы — мышей или полевок. У второго лесного вида мышей — A. silvaticus сезонные изменения предпочитаемой

температуры не были нами изучены; у разных географических популяций этот показатель колебался от 23,44 до 29,17° (Харьковская область — Предкавказье; Калабухов, 1939, 1950), т. е. был также ниже, чем у домовых мышей из тех же районов (28,19—35,51° — Харьков; 28,93 — 34,89° — Ставрополье) или харьковских курганчиковых мышей (27,90—33,28°) (по данным Н. М. Ладыгиной, 1952, 1954, и М. С. Медведевой, 1950).

2. Сезонные изменения предпочитаемой температуры, связанные со сменой летнего мехового покрова на зимний и весенней линькой, происходят у лесных грызунов раньше, чем у полевых, как бы предваряя изменения температуры среды и характеризуя, как и данные по потреблению кислорода, значительные преимущества лесных грызунов по показателям терморегуляции (Калабухов, 1950, 1951, 1953; Ладыгина, 1952, 1953; Волчанецкая, 1953).

Очевидно, что эти различия видов мышей или полевок, обитающих в разных биотопах, вовсе не связаны с разницей в размере их тела, что можно было бы предположить, например, при сравнении этих показателей для домовых, курганчиковых и желтогорлых мышей; рыжие полевки, имеющие несколько меньшие размеры, чем серые, дают ту же реакцию, что и желтогорлые мыши, а домовые и курганчиковые — ту же, что и серые полевки [2].

О значительной чувствительности лесных мышей к перегреву говорят также опыты В. П. Бабенышева (1938), установившего факт их быстрой гибели под лучами солнца.

В табл. 2 мы даем схему зависимости четырех рассмотренных «жизненных форм» грызунов от влияния высокой и низкой температуры.

Таблица 2

Чувствительность к влиянию температуры у грызунов — обитателей разных биотопов

Температура	Биотоп			
	степь	пески	пашня	лес
Высокая	—	—	+	+
Низкая	—	+	+	—

Условные обозначения: „+“ влияние имеется, „—“ отсутствие влияния.

Особенности питания, обмена веществ и терморегуляции этих «жизненных форм» грызунов тесно связаны не только с характером их суточной активности, но и с другими особенностями их поведения. Для зеленоядных грызунов, обитающих в степи и на залежи, характерно отсутствие запасов пищи в их норах, в то время как три прочие группы грызунов, питающиеся семенами, либо запасают корм в своих жилищах или в специальных «кладовых» (песчанки, курганчиковая, лесная и желтогорлая мыши и рыжая полевка), либо обитают в убежищах, изобилующих пищей — копнах, скирдах и стогах (домовая мышь и серая полевка).

Для чувствительных к охлаждению грызунов, обитающих в условиях песчаных полупустынь, пашен и посевов, характерны изменения распре-

[2] Лесные мыши, будучи лишь немного крупнее домовых и курганчиковых, также характеризуются значительно более низким уровнем химической терморегуляции, чем последние две формы (Калабухов, 1940, 1950; Ладыгина, 1952, 1954; Медведева, 1950).

деления активности в разное время года, а также групповой или колониальный образ жизни зимой (полуденная песчанка, курганчиковая мышь и обыкновенная полевка).

Зависимость образования изученных «жизненных форм» от воздействия такого биотического фактора, как деятельность хищников, в частности пернатых, ярко проявляется в особенностях их окраски, крайне сходной с окраской поверхности биотопа в весенний и осенний периоды, когда отсутствие растительного или снежного покрова делает зверьков наиболее доступными для нападения врагов. Об этой зависимости говорят также наблюдения над изменчивостью окраски домовых мышей в Предкавказье и в Воронежской области в период «массового размножения» (Калабухов, 1941, 1950; Дмитриева, 1949) и опыты П. А. Янушко (1938) по изучению влияния хищных птиц на смертность популяции серых полевок.

Подкрепление этому выводу мы находим, кроме того, в исследованиях реакции на свет и изучении распределения дневной и ночной активности лесных и желтогорлых мышей (Калабухов, 1938, 1939, 1950). Пер-

Таблица 3

Блохи грызунов Юго-Востока СССР

(По В. Е. Тифлову и Д. Н. Засухину, 1932, 1936)

№ п/п	Виды блох	Суслик малый	Пеструшка степная	Полевка обыкновенная
1	Ceratophyllus tesquorum	+++	+++	++
2	Neopsylla setosa	+++	++	+
3	Frontopsylla semura	+++	—	—
4	Ctenophthalmus pollex	+++	+++	++
5	C. breviatus	+++	+++	+++
6	Oropsylla ilovaiskii	++	—	—
7	Pulex irritans	+	+	+
8	Ctenocephulus canis	+	—	+
9	C. felis	+	—	+
10	Ceratophyllus mokrzeckyi	+	+	++
11	Ophthalmopsylla volgensis	+	—	—
12	Amphipsylla rossica	+	+	++
13	Mesopsylla lenis	+	+	—
14	M. hebes	+	—	—
15	M. tuschkan	+	+	—
16	Ctenophthalmus orientalis	+	++	+++
17	C. secundus	+	—	—
18	Neopsylla teratura	—	+++	—
19	Amphipsylla prima	—	++	+
20	Ctenophthalmus arvalis	—	++	—
21	C. wagneri	—	—	+++
22	Neopsylla mana	—	—	+++
23	Ceratophyllus consimilis	—	+	++
24	C. penicilliger	—	—	++
25	C. turbidus	—	—	++
26	C. assimilis	—	—	++
27	C. fidus	—	+	—
28	Ctenophthalmus proximus	—	—	—
29	Leptopsylla segnis	—	+	+
30	L. taschenbergi	—	—	—
31	Ceratophyllus fasciatus	—	—	—
32	C. laeviceps	—	—	+
33	Stenoponia suknevi	—	—	++
34	Hystrichopsylla talpae	—	—	++

Условные обозначения: „+++“ многочислен, „++“ обычен, „+“ редок, „—“ отсутствует.

вый из этих видов, ведя строго ночной образ жизни, все же проникает на открытые биотопы, окраска фона которых резко отличается от окраски лесной подстилки, в то время как второй привязан исключительно к зарослям деревьев и кустарников.

Не меньшее значение это существование в сходных условиях имеет для взаимосвязей грызунов с возбудителями и переносчиками инфекционных заболеваний.

В табл. 3 приведены убедительные данные В. Е. Тифлова и Д. Н. Засухина (1932, 1936) о видовом составе блох малого суслика и степной пеструшки, обитающих на целине и залежах, и серой полевки, населяющей пашни и посевы, для степей Юго-Востока Европейской части СССР. Из этой таблицы следует, что у степной пеструшки наиболее обычны именно те виды блох, которые характерны и для малого суслика, в то время как у серой полевки преобладают иные виды эктопаразитов.

Столь же обычен обмен эктопаразитами в песчаной полупустыне Прикаспия у емуранчиков и двух видов песчанок (Ширанович и Ленчицкий, 1949; Иванов, 1955) (табл. 4).

Таблица 4

Распределение блох грызунов в весенне-летний период в ильменной подзоне

(По П. И. Ширановичу и А. З. Ленчицкому, 1949)

№ п/п	Виды блох	Песчанки	Тушканчики*	Суслики	Полевки
1	Xenopsylla conformis . . .	+++**	—	!	+
2	Ceratophyllus laeviceps . .	+++	++	!	—
3	Rhadinopsylla bivirgis . . .	++	+	+	—
4	R. cedestis	+++	++	!	—
5	Ophthalmopsylla volgensis .	!	++	!	—
6	Mesopsylla tuschkan	+	+++	!	!
7	M. hebes	+	+++	!	—
8	Neopsylla setosa	+	—	+++	—
9	Ceratophyllus tesquorum . .	+**	++	+++	—
10	C. consimilis	+	—	—	—
11	Ctenopthalmus secundus . .	+**	—	—	++
12	Amphipsylla rossica	—	—	!	+++
13	Oropsylla ilovaiskii	—	—	++	—
14	Frontopsylla semura	—	—	+++	—
15	Ceratophyllus mokrzeckyi . .	!	—	!	—

Условные обозначения: „+++“ обычные, „++“ более редкие, „+“ единичные, „—“ отсутствуют, „!“ парадоксальный паразитизм.

* В таблице у авторов не выделены отдельные виды тушканчиков, но поскольку в ильменной подзоне емуранчики составляют около 90% всех грызунов данной группы, указанные соотношения касаются в основном этого вида.

** Только на гребенщиковых песчанках.

По данным Мор (E. Mohr, 1954), все шесть видов блох, паразитирующих на желтогорлой мыши, встречаются на лесных мышах, и пять из них — на рыжих полевках, а из 18 видов этих паразитов лесной мыши и 20 — рыжей полевки общими для обоих грызунов являются 13.

Эта постоянная связь в биоценозах видов грызунов, относящихся не только к разным родам и подсемействам (мыши и полевки), но иногда и семействам (суслики и пеструшка, емуранчик и песчанки), приводит в некоторых случаях к распространению среди них эпизоотий одних и тех же заболеваний. Нам известен случай, когда именно контакт сусликов

и пеструшек привел к проникновению в популяцию мышевидных грызунов необычной для них инфекции.

Общеизвестен факт распространения эпизоотий туляремии и лимфоцитарного хориоменингита в сельскохозяйственных районах нашей страны именно среди домовых мышей и серых полевок (Воскресенский, 1943; Жданов, Леви и Басова, 1949; Леви, Басова, Чуева и Абрамова, 1953). В лесной и лесостепной зонах рыжие полевки, желтогорлые и лесные мыши обычно вовлекаются вместе в круговорот циркуляции возбудителей некоторых трансмиссивных заболеваний, в частности вируса клещевого энцефалита, а также и возбудителей инфекций, распространяемых иными путями, как, например, лептоспир водной лихорадки (Калабухов, 1949).

Таким образом, тесные биоценотические связи видов грызунов, относящихся к одной и той же «жизненной форме», весьма существенны для поддержания природной очаговости различных зоонозов и, в частности, некоторых, опасных и для человека.

Сходство образа жизни грызунов, относимых к одной и той же «жизненной форме», имеет, несомненно, большое значение и для успешной разработки мероприятий по борьбе с ними.

Так, с давних пор в сельскохозяйственных районах нашей страны борьба против серой полевки и домовой мыши, которых И. Г. Пидопличко (1930) справедливо отнес к одной группе вредных грызунов, успешно ведется с применением одних и тех же средств как на полях, так и в скирдах и в населенных пунктах. Точно так же разработанная в последние годы в разных условиях и, в частности, на Украине отделом экологии Института зоологии АН УССР под руководством П. А. Свириденко (1949, 1953) система мероприятий по борьбе с грызунами в условиях лесополос и древесных насаждений приводит к истреблению трех видов лесных зверьков, о которых мы говорим, одними и теми же средствами.

И, наоборот, до самого последнего времени мы встречали определенные затруднения в организации приманочной борьбы с сусликами и степной пеструшкой именно потому, что к этим зеленоядным зверькам подходили до сих пор, как и к другим грызунам, предлагая только зерновые приманки. После того как экспедиция кафедры экспериментальной экологии Харьковского университета и Ростовского противочумного института в 1949 г. (Калабухов, Калиман и др., 1950; Калабухов, 1952) твердо установила, что малый суслик охотно поедает зерна овса, напоминающие его излюбленный естественный корм — клубеньки мятлика живородящего, была положена основа успешной борьбы с этим видом. Степная пеструшка также не берет зерновых приманок, охотно поедая отравленную полынь.

В заключение надо указать, что, представляя собой по перечисленным выше особенностям хорошо выраженные «жизненные формы», исследованные нами грызуны обладают также разнообразными приспособительными признаками, как отличающими разные виды в пределах этих групп, так и, наоборот, сближающими между собой представителей различных «жизненных форм». Таковы, например, отличия двух видов сусликов, с одной стороны, и степной пеструшки — с другой, емуранчика — и двух видов песчанок, обыкновенной полевки — и домовой и курганчиковой мышей, рыжей полевки — и лесной и желтогорлой мышей, связанные с некоторыми приспособительными особенностями этих разных по происхождению и систематическому положению видов грызунов.

В пределах этих подгрупп также можно обнаружить существенные различия между близкими видами, как, например, между крапчатым и малым сусликами, желтогорлой и лесной мышами и гребенщиковой и полуденной песчанками, установленные нами (Калабухов, 1938, 1939, 1940, 1941, 1950, 1953, 1954; Калабухов и Пряхин, 1954), между домовой

и курганчиковой мышами (Медведева, 1950; Ладыгина, 1952, 1954), между серой и рыжей полевками (Волчанецкая, 1953).

Наоборот, отнесенные нами к разным «жизненным формам» суслики и емуранчик, или пеструшка, обыкновенная и рыжие полевки, или домовая, курганчиковая, лесная и желтогорлая мыши обладают рядом сходных эколого-физиологических особенностей, связанных не только с общностью их происхождения и систематического положения, но со сходными адаптивными чертами — например, возникшей у разных форм — емуранчиков и сусликов — способностью впадать в спячку (Калабухов, 1936, 1946) или общими особенностями питания у полевок, с одной стороны, и мышей — с другой (Наумов, 1948; Воронов, 1947, 1954).

Но все эти особенности, анализ которых выходит за рамки настоящего исследования — обзора «жизненных форм» грызунов лесостепи и степей Европейской части нашей страны, ни в коей мере не опровергают необходимости изучения именно сходных признаков животных с целью понимания глубоких зависимостей организма от воздействия внешней среды.

Литература

Арнольди К. В., 1937. Жизненные формы у муравьев, ДАН СССР, т. XVI, № 6.

Афанасьев А. В., 1953. О некоторых методологических вопросах современной экологии животных, Изв. АН КазССР, № 125, Сер. биол., вып. 8.

Бабенышев В. П., 1938. Значение мехового покрова и размеров тела некоторых видов грызунов для теплоотдачи и их стойкость к действию внешних факторов, Зоол. журн., т. XVII, вып. 3.

Бей-Биенко Г. Я., 1950. Прямокрылые и кожистокрылые, Животный мир СССР, т. III. Зона степей.

Варшавский С. Н., 1938. Сезонные изменения цикла жизни малого суслика, Зоол. журн., т. XVII, вып. 5.— 1941. Географические особенности дневной активности малого суслика, там же, т. XX, вып. 2.

Верещагин Н. К., 1939. К вопросу об экологических нишах и морфологических адаптациях, Бюлл. МОИП, отд. биол., XLVII, 1.

Волчанецкая Г. И., 1953. Сезонные изменения реакции некоторых видов полевок на влияние температуры среды и связь этих изменений с восприимчивостью грызунов к инфекциям (автореф. дисс.), Харьковск. гос. ун-т.

Воронов А. Г., 1947. Питание некоторых мышевидных грызунов и его влияние на их размножение (автореф. дисс.), Зоол. ин-т АН СССР.— 1954. Особенности кормового рациона некоторых грызунов, Зоол. журн., т. XXXIII, вып. 1.

Воскресенский П. В., 1943. Эпизоотология туляремии, Сб. «Туляремийная инфекция», Медгиз.

Гудкова-Аксенова Н. С., 1951. Среда обитания и ее влияние на организацию некоторых водных насекомоядных и грызунов, Уч. зап. Горьковск. гос. ун-та, вып. 19.

Дмитриева Т. В., 1949. Изменение окраски домовых мышей как возможный критерий прогноза их численности, Тр. Воронежск. гос. ун-та, вып. 18.

Жданов В. М., Леви И. Н. и Басова Н. Н., 1949. Резервуар вируса хориоменингита, Тр. Украинск. ин-та эпидемиол. и микробиол. им. Мечникова, XVII.

Калабухов Н. И., 1938. Особенности реакции лесных мышей и сусликов на интенсивность освещения, Зоол. журн., т. XVII, вып. 3.— 1939. Особенности реакции лесных и желтогорлых мышей и малого и крапчатого суслика на градиент температуры, там же, т. XVIII, вып. 5.— 1941. Изменчивость и массовое размножение, Журн. общ. биол., II, 3.— 1949. Значение грызунов как фактора очаговости некоторых инфекций, Зоол. журн., т. XXVIII, вып. 5.— 1950. Эколого-физиологические особенности животных и условия среды. Ч. 1. Дивергенция некоторых эколого-физиологических признаков близких форм млекопитающих, Харьков.— 1952. К вопросу о роли различных рецепторов в поисках пищи у грызунов, Зоол. журн., т. XXXI, вып. 4.— 1953. Сезонные изменения реакции желтогорлых мышей на воздействие условий среды, Бюлл. МОИП, LVIII, 3.— 1954. Эколого-физиологические особенности географических «форм существования вида» и близких видов животных, там же, LIX, 1.

Калабухов Н. И., Калиман П. А., Михеева Е. С., Мумрий В. И., Свистельникова А. А. и др., 1950. Изучение поедаемости малым сусликом разных приманок с различным ядом и эффективность применения этого способа борьбы с сусликами, Ростов.

Калабухов Н. И. и Пряхин В. А., 1954. Некоторые эколого-физиологические особенности песчанок: гребенщиковой и полуденной, Зоол. журн., т. XXXIII, вып. 4.

Калабухов Н. И. и Раевский В. В., 1934. Физиологические изменения в организме сусликов в разные периоды цикла жизни, Вестн. микробиол. и эпидемиол., XIII, 3.
Кашкаров Д. Н., 1945. Основы экологии животных, Л.
Кожанчиков И. В., 1937. Agrotinae, Фауна СССР, т. XIII, Изд-во АН СССР.— 1950. Волнянки, то же, т. XII.
Козлов П. С., 1929. Биология степной пеструшки Вольского округа, Тр. Вольск. окр. музея, вып. II.
Колесников И. И., 1934. Адаптивные признаки в строении баклана, Вопросы экол. и биоценол., вып. 1, Л.
Крыльцов А. И., 1954. О суточной активности стадной полевки и степной пеструшки в Западном Казахстане, Зоол. журн., т. XXXIII, вып. 1.
Ладыгина Н. М., 1952. Сезонные изменения реакции домовых мышей на воздействие температуры, Зоол. журн., т. XXXI, вып. 5.— 1954. Сезонные и географические изменения эколого-физиологических особенностей домовых мышей и их связь с условиями существования (автореф. дисс.), Харьковск. гос. ун-т.
Леви М. И., Басова Н. Н., Чуева Г. И. и Абрамова С. Е., 1953. Распространение вируса лимфоцитарного хориоменингита среди грызунов, Журн. микробиол. и эпидемиол., 1.
Мазохин-Поршняков Г. А., 1954. Основные приспособительные типы чешуекрылых (Lepidoptera), Зоол. журн., т. XXXIII, вып. 4.
Медведева М. С., 1950. Некоторые эколого-физиологические особенности «домовых» и курганчиковых домовых мышей (Mus musculus L.), Зоол. журн., т. XXIX, вып. 6.
Мовчан О. Т., 1953. Некоторые экологические особенности малого суслика на северной и южной границах его ареала, Сб. научн. работ Приволжск. противоэпидем. станции, 1.
Наумов Н. П., 1948. Очерки сравнительной экологии мышевидных грызунов, Изд-во АН СССР.
Підоплічко І. Г., 1930. Шкідливі гризуни Правобережного лісостепу та значення окремих групп у сільскому господарстві, Київск. с.-г. дослід. ст. від. ентомол., 63.
Свириденко П. А., 1953. Мышевидные грызуны и защита от них урожая, запасов продуктов и древесных культур, Изд-во АН УССР.
Степанов П. Н., 1938. Сравнительное изучение возрастных изменений у грызунов в период роста, Зоол. журн., т. XVII, вып. 5.
Тифлов В. Е. и Засухин Д. Н., 1932. Эндо- и эктопаразиты степного суслика — Citellus pygmaeus, Вестн. микробиол. и эпидемиол., XI, 2.— 1936. Эктопаразиты грызунов домовой мыши, степной пеструшки и обыкновенной полевки, Вестн. микробиол. и эпидемиол., XV, 2.
Тихвинский В. И. и Соснина Е. Ф., 1939. Опыт исследования экологии крапчатого суслика методом «экологических индикаторов», Вопросы экол. и биоценол., 7.
Томилин А. Г., 1954. Приспособительные типы отряда китообразных. (К вопросу об экологической классификации Cetacea), Зоол. журн., т. XXXIII, вып. 3.
Тупикова Н. В., 1947. Экология домовой мыши средней полосы СССР, Сб. «Материалы по грызунам», изд. МОИП, вып. 2.
Тупикова Н. В. и Кулик И. Л., 1954. Суточная активность мышей и ее географическая изменчивость, Зоол. журн., т. XXXIII, вып. 2.
Ходашова К. С., 1953. Жизненные формы грызунов равнинного Казахстана и некоторые закономерности их географического распространения, Тр. Ин-та геогр. АН СССР, LIV, Мат. по биогеогр. СССР, 1.
Ширанович П. И. и Ленчицкий А. З., 1949. Особенности зимней и летней афаниптерофауны 2-х смежных ландшафтно-экологических подзон Северо-Западного Прикаспия, Тр. Н.-иссл. ин-та Минздрава СССР, VIII, Ростов-на-Дону.
Шульпин Л. М., 1939. Экологический очерк птиц Алма-Атинского заповедника, Тр. Алма-Атинск. гос. заповедника, 1.— 1940. Орнитология, Л.
Янушко П. А., 1938. Смертность полевок (Microtus arvalis) в условиях степных районов Предкавказья и влияние на нее хищников, Зоол. журн., т. XVII, вып. 1.
Mohr E., 1954. Die freilebende Nagetiere Deutschlands und der Nachbarländer, G. Fischer Verlag, Jena.

ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

ТОМ XXXIV 1955 ВЫП. 4

ДЕЛЕНИЕ И РЕОРГАНИЗАЦИОННЫЕ ПРОЦЕССЫ У ИНФУЗОРИИ TRACHELOCERCA PHOENICOPTERUS COHN (HOLOTRICHA)

И. Б. РАЙКОВ

Кафедра зоологии беспозвоночных Ленинградского государственного университета им. А. А. Жданова

Trachelocerca phoenicopterus Cohn (1866) — представитель своеобразной фауны морских инфузорий, обитающих в поверхностных слоях грунта на песчаной литорали; распространен всесветно. Этот вид относится к семейству Holophryidae, т. е. к самым примитивным из ныне известных инфузорий. T. phoenicopterus плохо исследована цитологически; до сих пор не существует единого мнения относительно строения ядерного аппарата этого вида.

Внешняя морфология T. phoenicopterus была описана в работах В. Т. Шевякова (1896), В. Лебедева (1909), Каля (A. Kahl, 1927, 1930). Что касается сведений по цитологии этого вида, то они даны лишь в работе В. Лебедева (1909). В. Лебедевым были изучены три формы Trachelocerca — одна одноядерная и две многоядерные. Эти формы автор, без достаточного на то основания, рассматривает как стадии жизненного цикла одного вида — T. phoenicopterus. Не исключено, что «формы» В. Лебедева суть разные виды.

В. Лебедев категорически утверждает, что одноядерная (наиболее характерная) «форма А» лишена микронуклеуса; последний появляется лишь при переходе к многоядерной «форме В» в результате фрагментации единственного ядра и «выхождения хромидий» из фрагментов последнего. Эти «хромидии» и образуют, по автору, микронуклеусы.

После конъюгации, свойственной, согласно В. Лебедеву, лишь «форме В», последняя превращается в многоядерную «форму С», а затем снова в одноядерную «форму А».

Данные В. Лебедева, до сих пор не проверенные, настоятельно требовали новых исследований. Настоящая работа ставит целью выяснить строение и деление ядерного аппарата T. phoenicopterus и проверить соответствующую часть работы В. Лебедева.

Исследование примитивных форм инфузорий, к которым принадлежит Trachelocerca, весьма важно, так как оно может пролить свет на происхождение двуядерности инфузорий и на сущность ряда своеобразных реорганизационных процессов, характерных для них (эндомиксис, гемиксис, элиминация хроматина из макронуклеуса). Решить эти вопросы без привлечения материала по низшим инфузориям, которые весьма плохо изучены, невозможно. Исследование низших Holotricha представляется нам насущной задачей протистологии.

Материал и методика

Материал по T. phoenicopterus был собран летом 1952 и 1953 гг. в Кандалакшском заповеднике, на о-ве Ряжков (Кандалакшский залив Белого моря). Типичным местообитанием этой инфузории являются верхние ярусы песчаной литорали (со средним

размером песчинок не менее 160 μ). Для получения инфузорий с литорали брались пробы воды из луж вместе с грунтом.

Материал фиксировался смесями Ценкера (с формалином), Шаудинна, Буэна, сулемой с уксусной кислотой. Ввиду крупных размеров и непрозрачности инфузорий весь материал изучался на срезах толщиной 5 (заливка производилась по Петерфи на целлоидиновых пластинках). Особенно важное значение имело применение нуклеальной реакции по Фёльгену с докраской светлым зеленым. Часть срезов окрашивалась также железным гематоксилином и метиловым синим — эозином по Манну. Всего таким образом было исследовано около 4 тыс. экз. T. phoenicopterus, из них 305 делящихся.

Для получения общей картины той или иной стадии применялся метод графических реконструкций (графическая изоляция по Кащенко). На рисунках, выполненных с препаратов, окрашенных по Фёльгену, краснофиолетовый цвет условно обозначен черным. Все рисунки, кроме рис. 1, сделаны при помощи рисовального аппарата с объективом 90 × и окулярами 7 (рис. 2—7) и 15 (рис. 8, 10 и 11).

Строение ядерного аппарата T. phoenicopterus

В фауне Белого моря нами было обнаружено четыре вида рода Trachelocerca. Наиболее многочисленным оказался одноядерный вид T. phoenicopterus, вполне соответствующий описанию одноядерной «формы А» В. Лебедева как в отношении внешней морфологии, так и по строению ядра. Другие два вида — T. margaritata, sp. n. (syn. T. phoenicopterus var. margaritata Kahl) и T. coronata De Morgan — оказались по всем признакам идентичными многоядерным «формам В и С», описанным В. Лебедевым. Таким образом, три формы В. Лебедева, повидимому, являются разными видами — переходы между ними никогда не наблюдались.

T. phoenicopterus (рис. 1) имеет удлиненно-веретенообразную форму тела. На переднем конце инфузории находится гибкая шейка, заканчивающаяся головкой (рис 1, *б*). Последняя имеет ротовое отверстие, расположенное на головке терминально. Сзади тело инфузории заканчивается гибким «хвостом». Ресничный покров имеется только на физиологически брюшной стороне тела. T. phoenicopterus имеет мощно развитый аппарат мионем, благодаря чему способна к сокращению в несколько раз (рис. 1, *в*).

Ядерный аппарат T. phoenicopterus представлен, согласно нашим данным, единственным ядром (рис. 2). Свободные микронуклеусы у этого вида отсутствуют, что вводило в заблуждение прежних исследователей, вообще отрицавших наличие микронуклеусов у T. phoenicopterus. Единственное ядро имеет овальную форму, длину около 20 μ (рис. 2 и 8 *А*) и расположено обычно посредине длины тела, в эндоплазме; просвечивает и прижизненно (рис. 1).

При изучении этого ядра нам удалось установить, что последнее является образованием сложным. Оно состоит из шести микронуклеусов (рис. 8 *А*, *ми*) и сложного макронуклеуса, образовавшегося в свою очередь при слиянии шести зачатков макронуклеусов, как будет описано ниже. Вещество сложного макронуклеуса представлено мелкими хроматиновыми зернами (рис. 8 *А*, *хр. ма*) и нуклеолами (рис. 8 *А*, *нукл*). Все элементы сложного ядра погружены в кариоплазму и окружены общей оболочкой сложного ядра.

Микронуклеусы T. phoenicopterus имеют полулунную форму, длину около 2 μ. Они ярко окрашиваются по Фёльгену и содержат, следовательно, большое количество хроматина[1], который имеет гомогенную структуру. Число микронуклеусов, за редкими исключениями, равно шести. Они расположены обычно тесной группой внутри сложного ядра, близ его центра.

Доказательством того, что описываемые образования действительно являются настоящими микронуклеусами, можно считать следующие их

[1] Термином «хроматин» в настоящей работе обозначается нуклеопротеид, содержащий дезоксирибонуклеиновую кислоту (ДНК) и дающий положительную нуклеальную реакцию Фёльгена.

свойства: а) постоянство числа, формы и размеров; б) митотическое деление во время деления инфузории (см. ниже); в) типичное для микронуклеусов поведение во время конъюгации (микронуклеусы T. phoenicopterus испытывают деления созревания и дают начало половым ядрам).

Хроматин сложного макронуклеуса представлен весьма небольшим количеством очень мелких зерен, окрашивающихся по Фёльгену в красно-фиолетовый цвет (рис. 8 *А*, *хр. ма*). Хроматиновые зерна либо бывают

Рис. 1. Trachelocerca phoenicopterus, прижизненно

а — вытянувшаяся особь (длина 800μ), *б* — головка, *в* — сократившаяся особь

Рис. 2. Trachelocerca phoenicopterus, реконструкция по срезам

я — сложное ядро, *п* — пища (диатомовые водоросли)

рассеяны более или менее равномерно в кариоплазме (рис. 8 *А*, внизу), либо склеиваются между собой в кучки и оседают на поверхности нуклеол (рис. 8 *А*, вверху).

Кроме хроматиновых зерен, сложный макронуклеус содержит нуклеолы, имеющие округлую форму и размер до 5 μ (рис. 8 *А*, *нукл.*). Нуклеолы дают отрицательную реакцию Фёльгена.

При окраске железным гематоксилином и микронуклеусы, и нуклеолы окрашиваются в черный цвет и отличаются друг от друга лишь по форме, да и то с трудом (рис. 10 и 11).

Кариоплазма, заполняющая промежутки между микронуклеусами, нуклеолами и хроматиновыми зернами, имеет гомогенное строение и не содержит хроматина.

Деление сложного ядра

T. phoenicopterus размножается поперечным делением в свободноподвижном состоянии. Наибольший интерес представляет ход деления сложного ядра этого вида. Лишь зная деление сложного ядра, можно разобраться в его структуре. Какие-либо литературные данные по этому вопросу отсутствуют.

Изучая деление сложного ядра T. phoenicopterus, мы выявили замечательную особенность этого вида — замену значительной части вещества сложного макронуклеуса за счет микронуклеусов при каждом вегетативном делении инфузории.

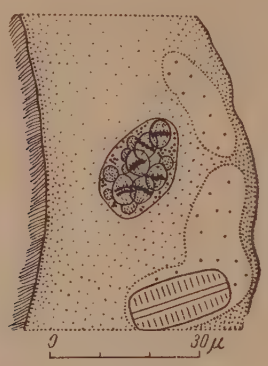


Рис. 3. Деление Trachelocerca phoenicopterus. Метафазы первого деления микронуклеусов; реконструкция по срезам

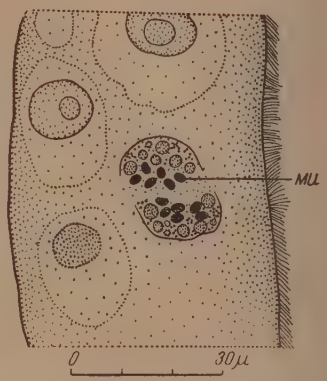


Рис. 4. Деление Trachelocerca phoenicopterus. Разрыв сложного ядра, расхождение дочерних ядерных групп; реконструкция

ми — микронуклеус

Первым признаком приближающегося деления сложного ядра является подготовка находящихся внутри него микронуклеусов к делению, что выражается в их набухании. Затем все шесть микронуклеусов внутри сложного ядра испытывают первое митотическое деление. При этом каждый микронуклеус проходит типичную стадию профазы, для которой характерна хроматиновая спирема. Из нитей спиремы вскоре формируются палочковидные хромосомы. В метафазе первого деления микронуклеусов (рис. 3 и 8 *Б*) имеется типичная экваториальная пластинка, состоящая из тесно сближенных хромосом. Число последних превышает 20. Веретено деления в метафазе имеет овальную форму. Заметна его легкая исчерченность, однако ясных нитей веретена замечено не было.

В анафазе веретено деления несколько удлиняется, принимая бочонковидную форму; сильного вытягивания веретена не происходит. Дочерние пластинки, состоящие из тесно сближенных хромосом, расходятся к полюсам веретена. В телофазе на полюсах каждого веретена образуются за счет слияния хромосом дочерние микронуклеусы.

В результате первого деления всех шести микронуклеусов, протекающего синхронно, внутри сложного ядра возникает 12 микронуклеусов.

Одновременно с окончанием первого деления микронуклеусов начинается своеобразный процесс разрыва сложного ядра. Из 12 микронуклеусов образуются две группы, по шести микронуклеусов в каждой, которые начинают расходиться в противоположные стороны. Оболочка сложного ядра при этом растягивается и, наконец, разрывается на две половинки (рис. 4 и 8 *В*). Половинки сложного ядра, каждая с шестью микронуклеусами внутри, начинают удаляться друг от друга и образуют

дочерние ядерные группы. Во время расхождения дочерних групп (половинок сложного ядра) часть нуклеол и хроматиновых зерен сложного макронуклеуса выбрасывается в плазму, где впоследствии резорбируется (рис. 5, 6 и 7).

Своеобразие описанного процесса состоит в том, что он не является собственно делением сложного ядра.

К концу процесса расхождения половинок сложного ядра ядерная группа каждой дочерней особи включает шесть микронуклеусов и остатки материнского сложного макронуклеуса — нуклеолы и хроматиновые зерна.

Вслед за этим все шесть микронуклеусов каждой дочерней ядерной группы испытывают второе, также митотическое, деление. Ход послед-

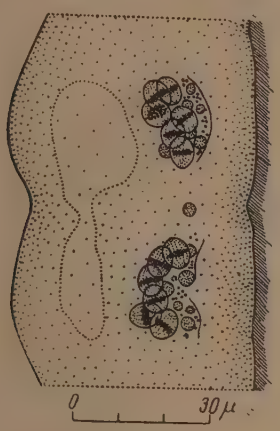


Рис. 5. Деление Trachelocerca phoenicopterus. Метафазы второго деления микронуклеусов в обеих дочерних ядерных группах; реконструкция

Рис. 6. Деление Trachelocerca phoenicopterus. Стадия 12 микронуклеусов в каждой ядерной группе; реконструкция

н — выброшенные в плазму нуклеолы

него аналогичен ходу первого деления микронуклеусов. Налицо типичные стадии профазы (спиремы), метафазы (рис. 5 и 8 *Г*), анафазы и телофазы. В результате второго деления всех микронуклеусов каждая дочерняя ядерная группа содержит 12 микронуклеусов, расположенных обычно попарно; два микронуклеуса — потомки одного веретена — составляют пару (рис. 6).

Далее наступает чрезвычайно оригинальный процесс превращения половины всех микронуклеусов в зачатки (плаценты) макронуклеусов. В каждой ядерной группе из 12 микронуклеусов шесть начинают вздуваться (из каждой пары микронуклеусов один вздувается, другой остается нормальным). Вначале изменения зачатков макронуклеусов напоминают начало митотического деления: хроматин их становится зернистым, наблюдается стадия спиремы. Последняя распадается на отдельные хроматиновые элементы, несколько более мелкие, чем хромосомы при делении микронуклеуса. На этом развитие плацент приостанавливается. Таким образом, каждая дочерняя ядерная группа на стадии плацент содержит шесть микронуклеусов, шесть плацент и остатки материнского сложного макронуклеуса (рис. 7). Рядом с каждой плацентой всегда лежит микронуклеус; это результат того, что из каждой пары микронуклеусов один превращается в плаценту (рис. 7 и 8 *Д*).

Как правило, из каждой пары микронуклеусов в плаценту превращается тот, который лежит дальше от нуклеол и хроматиновых зерен

старого макронуклеуса. В результате все шесть плацент обычно оказываются обращенными в одну сторону. Такое взаимное расположение элементов ядерных групп — старый макронуклеус по одну сторону группы микронуклеусов, а плаценты по другую — является чрезвычайно характерным.

Вполне развитые плаценты (рис. 8 *Д*) имеют вид сферических образований, диаметром около 5 μ, с ясной, хотя и тонкой оболочкой. Внутри плаценты находятся мелкие хроматиновые зерна, образовавшиеся при распаде спиремы. Эти хроматиновые зерна по размерам и окрашиваемости вполне сходны с хроматиновыми гранулами старого сложного макронуклеуса (ср. их на рис. 8 *Д*). Плаценты T. phoenicopterus останавливаются, таким образом, в развитии на стадии распада спиремы, характерной и для развития плацент других инфузорий.

Рис. 7. Деление Trachelocerca phoenicopterus. Стадия плацент в обеих дочерних ядерных группах; реконструкция

пл — плацента

Ко времени полного развития плацент (средние и поздние стадии деления инфузории) хроматиновые зерна и нуклеолы, выброшенные в протоплазму во время расхождения ядерных групп, успевают обычно растворяться (рис. 7). Напротив, вещество материнского сложного макронуклеуса, вошедшее в состав дочерних ядерных групп, не претерпевает заметных изменений. Оно попрежнему состоит из нуклеол и мелких хроматиновых зерен, склеенных между собой в комки или осевших на поверхности нуклеол (рис. 8 *Д*).

Завершающим этапом деления сложного ядра является образование дочерних сложных ядер за счет ядерных групп и слияние шести свободных плацент между собой. Образование оболочки нового сложного ядра происходит обычно в течение первых двух часов после разделения протоплазмы. Внутри оболочки, как правило, находится вся ядерная группа дочерней особи, т. е. все шесть микронуклеусов и все элементы старого макронуклеуса.

Независимые оболочки плацент сохраняются еще некоторое время внутри оболочки нового сложного ядра (рис. 8 *Е*). Однако вскоре наступает растворение оболочек плацент и слияние их содержимого. Хроматиновые зерна, находившиеся внутри плацент, попадают прямо в кариоплазму нового сложного ядра (рис. 8 *Ж*). Только что образовавшееся сложное ядро дочерней особи имеет характерный вид: микронуклеусы, как обычно, расположены близ центра ядра; с одной стороны от микронуклеусов (на рис. 8 *Ж* — выше их) расположены крупные нуклеолы старого макронуклеуса и его хроматиновые зерна, склеенные между собой или осевшие на поверхности нуклеол. С другой стороны от микронуклеусов (на рис. 8 *Ж* — ниже их) находятся хроматиновые зерна слившихся плацент, т. е. молодые хроматиновые зерна сложного макронуклеуса. Последние никогда не бывают склеены в комки, а всегда более или менее равномерно рассеяны в кариоплазме. Таким образом, новый сложный макронуклеус состоит как бы из двух половин — старой и новой, морфологически отличимых друг от друга.

В таком новообразовавшемся (молодом) сложном ядре вскоре появляются новые нуклеолы, обычно в количестве шести (рис. 8 *З*). Они расположены в новой половине молодого ядра; иногда они появляются еще раньше, на стадии плацент, по одной в каждой плаценте. В дальнейшем число новых нуклеол возрастает, а сами они по размерам начинают при-

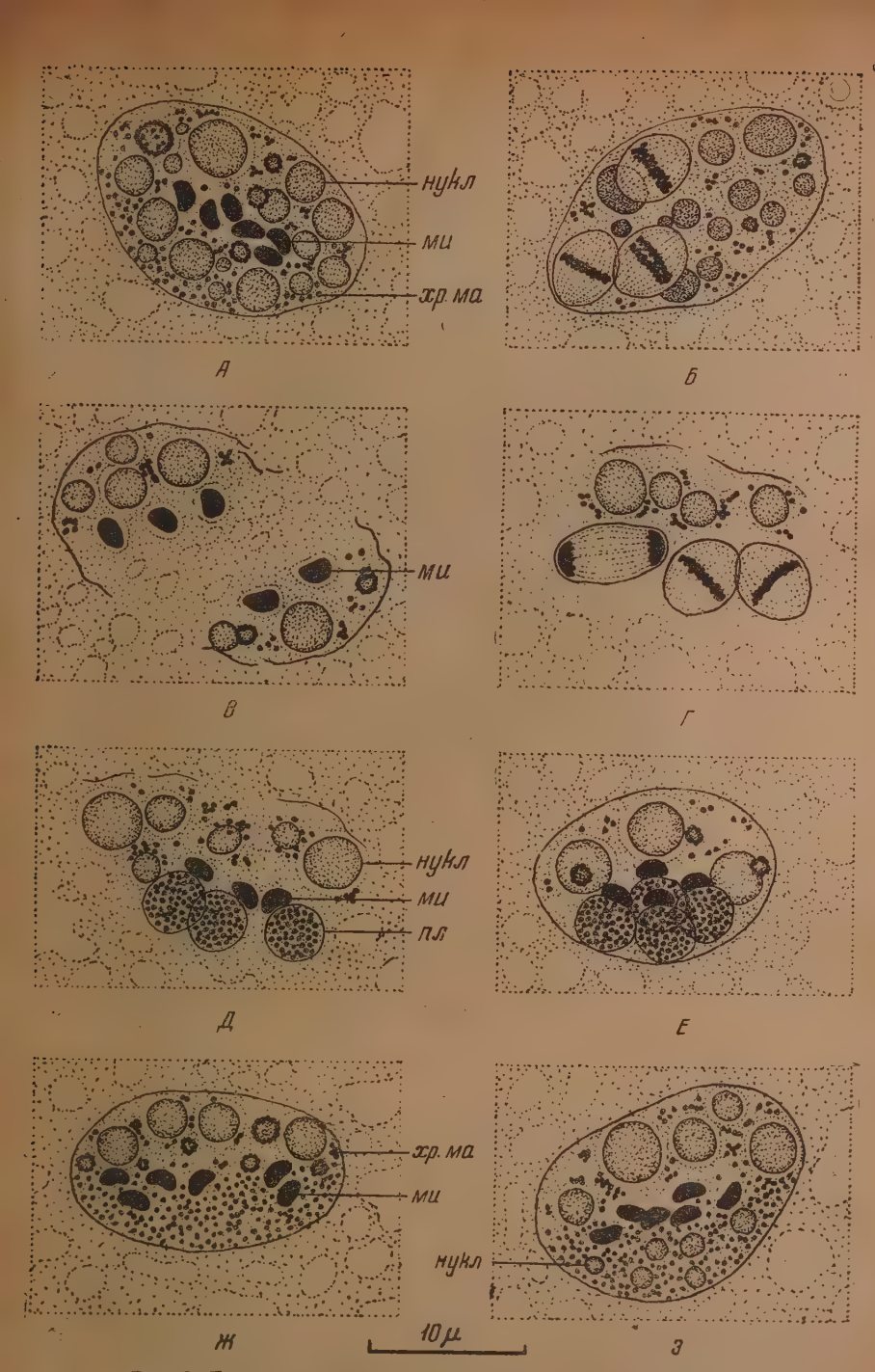


Рис. 8. Деление сложного ядра Trachelocerca phoenicopterus

А — срез через неделящееся ядро, *Б* — мегафазы и ранние анафазы первого деления микронуклеусов, *В* — разрыв сложного ядра, *Г* — второе деление микронуклеусов (на срезе — два веретена в метафазе и одно в телофазе), *Д* — стадия плацент, *Е* — образование оболочки дочернего сложного ядра, *Ж* — срез через молодое сложное ядро, *З* — образование новых нуклеол в молодом сложном ядре; срезы толщиной в 5 μ, Фёльген со светлым зеленым, *ми* — микронуклеус, *хр. ма* — хроматин макронуклеуса, *нукл* — нуклеола, *пл* — плацента

ближаться к старым нуклеолам. Разный характер расположения старых и новых хроматиновых зерен сохраняется в течение длительного времени (рис. 8 *А*). Лишь незадолго до следующего деления инфузории новые хроматиновые зерна собираются в группы, оседают на поверхности

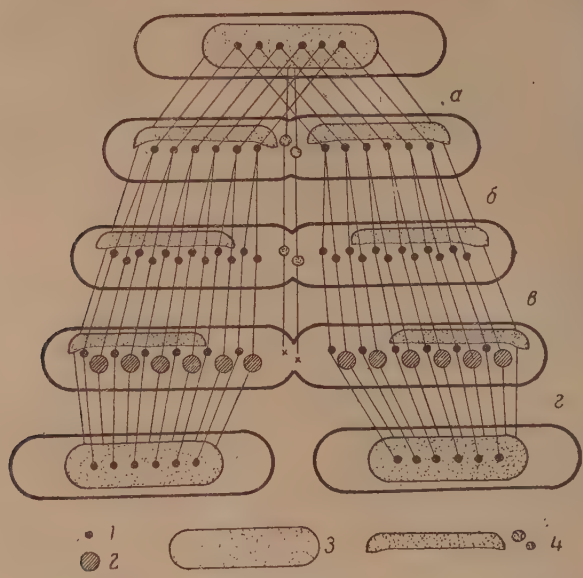


Рис. 9. Схема изменений ядерного аппарата Trachelocerca phoenicopterus при вегетативном делении

а—первое деление микронуклеусов, разрыв сложного ядра, *б* — второе деление микронуклеусов, *в* — образование плацент, *г* — образование дочерних сложных ядер; *1* — микронуклеус, *2* — плацента, *3* — сложный макронуклеус, *4* — части сложного макронуклеуса

нуклеол и уже не отличаются по этому признаку от старых хроматиновых зерен.

Схематически ход изменений сложного ядра во время деления изображен на приводимой диаграмме (рис. 9).

Фрагментация сложного ядра

При воздействии неблагоприятных внешних условий (накопления продуктов обмена в сосудах малого объема, отсутствия грунта) сложное ядро подвергается своеобразному процессу фрагментации. Последний состоит в распадении сложного макронуклеуса на ряд отдельностей, окруженных независимыми оболочками.

Фрагментация начинается с появления желатинизированных тяжей, врастающих в сложный макронуклеус по направлению от оболочки к центру (рис. 10). Далее желатинизированные тяжи сливаются в сплошные перегородки. Общая оболочка сложного ядра вскоре исчезает, и последнее оказывается состоящим из группы фрагментов, расположенных в виде тесного скопления, напоминающего ягоду малины. Все шесть микронуклеусов всегда находятся вне фрагментов, в середине их скопления. Хроматин и нуклеолы сложного макронуклеуса оказываются, напротив, заключенными в фрагменты (рис. 11).

В. Лебедев видел фрагментацию ядра T. phoenicopterus и приписал ей значение перехода к многоядерной «форме В», считая ее явлением се-

зонным. Наши данные указывают, однако, на дегенеративный характер фрагментации сложного ядра. Никаких сезонных изменений состояния ядер в природе мы не наблюдали; напротив, при помещении инфузорий в лабораторные сосуды (солонки и т. п.) фрагментация ядер протекает нередко за 3—6 час. Инфузории с фрагментированными ядрами перестают питаться, теряют способность к делению и погибают в течение недели, если вредные влияния не будут устранены. В последнем случае недавно фрагментировавшиеся ядра могут вернуться к нормальному состоянию через стадию, лишенную оболочки (см. ниже).

Рис. 10. Ранняя стадия фрагментации сложного ядра Trachelocerca phoenicopterus. Срез, железный гематоксилин

ми — микронуклеус, *нукл* — нуклеола

Скопление фрагментов сложного ядра является стойким; до самой гибели инфузории фрагменты ядра продолжают лежать тесной группой в плазме, не рассыпаясь по ней. Собственно перехода к многоядерности, таким образом, не наблюдается. Не видел его и В. Лебедев.

Для выяснения вопроса о причинах фрагментации сложного ядра нами было поставлено восемь опытов. Было исследовано влияние следующих внешних факторов на состояние сложного ядра: а) размера сосуда, б) наличия грунта, в) температуры и г) освещения. В два сосуда, опытный и контрольный, отсаживалось равное количество инфузорий из одной, недавно взятой пробы. Через определенные промежутки времени часть особей из обоих сосудов фиксировалась, состояние сложного ядра определялось на срезах.

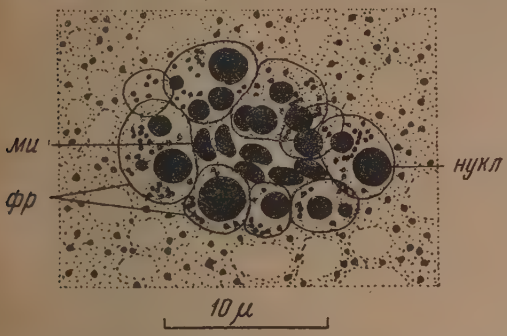


Рис. 11. Фрагментированное ядро Trachelocerca phoenicopterus. Срез, железный гематоксилин

фр — фрагменты, *ми* — микронуклеус, *нукл* — нуклеола

В результате опытов было установлено, что в природных условиях встречаются почти всегда лишь особи с нормальными, нефрагментированными ядрами. В некоторых вариантах опытов фрагментация происходит весьма быстро, в течение 3—6 час. Особенно быстро она идет в сосудах малого объема, лишенных грунта (бюкс без грунта по сравнению с чашкой Петри с грунтом). Размер сосуда (опыт — 2 см^3, контроль — 22 см^3) сам по себе не влияет заметно на скорость фрагментации. Отсутствие грунта при том же объеме сосуда ускоряет фрагментацию.

Температура, сниженная до 0°, вызывает, наряду с фрагментацией сложных ядер, растворение оболочек последних (см. ниже).

Наличие или отсутствие света не влияет на фрагментацию — она идет с одинаковой скоростью на свету и в темноте.

Оболочка сложного ядра может не только фрагментироваться, но и просто растворяться. При этом вещество сложного макронуклеуса (нуклеолы и хроматиновые зерна), а также микронуклеусы оказываются

лежащими непосредственно в протоплазме. Как было отмечено выше, это явление наблюдается, например, при действии холода (0°). Вскоре, однако, оболочка сложного ядра образуется заново, и последнее снова становится морфологически оформленным. Нередко часть хроматиновых зерен и нуклеол оказывается во время новообразования оболочки вне последней и постепенно резорбируется в протоплазме.

Растворяться могут не только оболочки нормальных ядер, но и оболочки фрагментов сложного ядра. После растворения оболочек фрагментов также может образоваться заново общая оболочка сложного ядра, и в этом случае фрагментация последнего оказывается обратимой: проходя через стадию, лишенную оболочки, фрагментированное ядро вновь становится нормальным. Такого рода обратимость фрагментации наблюдается при удалении неблагоприятных внешних факторов (накопления продуктов обмена и др.) При продолжительном вредном воздействии фрагментация оказывается, напротив, необратимой и заканчивается гибелью инфузорий.

Дегенеративный характер фрагментации ядра у T. phoenicopterus является веским доводом против точки зрения В. Лебедева о взаимном переходе «форм А, В и С», основанной на признании фрагментации процессом нормальным и необходимым в жизненном цикле данного вида.

Оболочка сложного ядра T. phoenicopterus, как видно из изложенного выше, является образованием нестойким, подверженным ряду изменений, вплоть до исчезновения, фрагментации и новообразования. Это указывает на вторичность сложного ядра.

Обсуждение результатов

Ядерный аппарат T. phoenicopterus обнаруживает глубокое сходство с ядерным аппаратом других инфузорий в том отношении, что он, как у последних, дифференцирован на макронуклеусы и микронуклеусы. Вместе с тем строение и деление ядерного аппарата этого вида имеет ряд своеобразных особенностей, которые частично можно отнести к примитивным чертам организации T. phoenicopterus, частично — ко вторичным.

Прежде всего обращает на себя внимание неспособность сложного макронуклеуса к делению. Половины сложного макронуклеуса совершенно пассивно раздвигаются расходящимися группами микронуклеусов; дочерняя особь получает всего около половины сложного макронуклеуса материнской особи. Если при этом учесть полную неспособность сложного макронуклеуса к самостоятельному синтезу хроматина, то становится совершенно очевидной необходимость пополнения нуклеопротеидов сложного макронуклеуса за счет микронуклеусов, что и происходит в действительности при каждом вегетативном делении инфузории.

При каждом делении у T. phoenicopterus наблюдаются своеобразные реорганизационные процессы, что составляет вторую особенность этого вида. Они заключаются во втором, или дополнительном, делении всех микронуклеусов дочерней особи и в превращении половины продуктов его в зачатки макронуклеусов. Такого рода реорганизация макронуклеуса за счет микронуклеусов при каждом делении, т. е. в вегетативный период, стоит близко к явлению эндомиксиса, известному для других инфузорий. В данном случае реорганизационный процесс отличается, однако, своей простотой; он не сходен с конъюгационными изменениями.

Бедность сложного макронуклеуса T. phoenicopterus хроматином составляет третью характерную особенность ядерного аппарата этого вида. Малое количество хроматиновых зерен в сложном макронуклеусе является результатом остановки плацент в развитии на стадии распада спиремы. Интересно, что стадия распада спи-

ремы на хроматиновые зерна (хромосомы?) наблюдается и при развитии плацент в эксконъюгантах многих других инфузорий, например у Paramaecium (M. Klitzke, 1915), Bursaria (Полянский, 1934), Climacostomum, Stylonychia (Пешковская, 1936, 1948).

По нашему мнению, T. phoenicopterus близка к тем анцестральным формам, состояние макронуклеуса которых рекапитулируется при развитии плацент у других инфузорий. Отсюда следует вывод, согласно которому недоразвитие хроматина макронуклеуса T. phoenicopterus представляет собой черту примитивную. С таким взглядом хорошо согласуется то, что наш вид принадлежит к низшим инфузориям, и то, что T. phoenicopterus является свободно живущим хищником.

Таким образом, у T. phoenicopterus сохраняется примитивное состояние макронуклеуса — в нем присутствует только хроматин, полученный от микронуклеусов. Вторичного синтеза хроматина, известного для всех остальных инфузорий, например для Bursaria (Полянский, 1934), Chilodonella (B. Seshachar, 1950) и др., у нашего вида не наблюдается.

Четвертой особенностью ядерного аппарата T. phoenicopterus является образование сложного ядра за счет слияния плацент. При делении сложное ядро каждый раз проходит в своем онтогенезе стадию шести свободных плацент, что указывает на вторичность сложного ядра. Факт нестойкости оболочки последнего подтверждает эту точку зрения. Весьма вероятно существование среди низших Holotricha таких инфузорий, у которых ядерный аппарат представлен свободными микронуклеусами и свободными, неспособными к делению макронуклеусами, имеющими примитивное строение (типа плацент T. phoenicopterus).

С образованием вторичного сложного ядра за счет свободных макро- и микронуклеусов тесно связано расположение последних внутри сложного ядра. Эта, несомненно вторичная, черта маскирует глубокое сходство ядерного аппарата T. phoenicopterus с ядерным аппаратом прочих инфузорий. Образование сложного ядра привело ряд авторов (Шевяков, 1896; Лебедев, 1909; A. Kahl, 1927) к выводу об отсутствии микронуклеусов у этого вида; ошибка этих исследователей объясняется несовершенством их методики (на препаратах, окрашенных кармином или гематоксилином, микронуклеусы лишь с трудом отличимы от нуклеол).

Положение микронуклеуса внутри макронуклеуса описывалось у других инфузорий трижды — у Blepharisma undulans Калкинсом (G. N. Calkins, 1912), у Ichthyophthirius рядом авторов и у Spirochona elegans Б. Сварчевским (1928). Первые два случая в настоящее время уже опровергнуты работами Юнг (D. Young, 1939) и Хааса (G. Haas, 1933), обнаружившими свободные микронуклеусы у названных видов. Третье описание представляется нам очень сомнительным: строение ядерного аппарата Spirochona нуждается во всяком случае в новом исследовании.

Положение микронуклеусов внутри сложного ядра у T. phoenicopterus не имеет, по нашему мнению, принципиально важного значения, так как самое образование сложного ядра — черта явно вторичная, а микронуклеусы попадают внутрь него пассивно (появляющаяся оболочка окружает всю дочернюю ядерную группу). Внутриядерное положение микронуклеусов имело бы принципиальное значение, если бы последние находились внутри типичного, а не сложного макронуклеуса.

Пятой особенностью ядерного аппарата T. phoenicopterus является тот факт, что сложный макронуклеус этого вида состоит из ядерных веществ, относящихся по меньшей мере к двум ядерным поколениям. В сложном ядре присутствуют старые нуклеолы и хроматиновые зерна, полученные от материнской особи, и новые хроматиновые и нуклеолярные элементы, возникшие в результате последнего деления. Особенно ярко такой составной характер сложного макронуклеуса проявляется в молодом сложном ядре, состоящем

как бы из двух половин — старой и новой, морфологически отличимых друг от друга.

Участие элементов старого макронуклеуса в образовании нового описано у других инфузорий, именно — при эндомиксисе у Paraclevelandia (G. Kidder, 1938) и у Paramaecium multimicronucleatum (E. Stranghöner, 1932). Подобное явление известно также для эксконъюгантов Boveria labialis (J. Ikeda a. Y. Ozaki, 1918) и Euplotes patella (J. Turner, 1930).

Наиболее тесная параллель существует между ядерными процессами при делении T. phoenicopterus и Loxodes rostrum. Последние были описаны Жозефом (H. Joseph, 1907), В. Казанцевым (1910) и особенно подробно Л. Л. Россолимо (1916).

Точно так же, как у T. phoenicopterus, макронуклеусы Loxodes неспособны к делению; при делении инфузории они пассивно распределяются между дочерними особями. Недостаток макронуклеусов в последних пополняется после каждого вегетативного деления за счет микронуклеусов, испытывающих, как у T. phoenicopterus, дополнительное деление. Часть продуктов дополнительного деления микронуклеусов превращается в макронуклеусы, проходя стадию плаценты. Макронуклеусы Loxodes развиты сильнее, чем у T. phoenicopterus — в них, как это показал А. Богданович (1930), присутствует вторичный хроматин. Таким образом, у Loxodes макронуклеусы относятся к разным (минимально к двум) ядерным поколениям, что имеет место и у T. phoenicopterus.

В сущности, мы видим у Loxodes ту же, что и у T. phoenicopterus, реорганизацию ядерного аппарата за счет микронуклеусов при каждом вегетативном делении. Такое сходство говорит о возможности более широкого распространения аналогичных процессов среди низших Holotricha; случай с Loxodes перестает быть изолированным и загадочным.

Глубокое сходство существует также между реорганизационными процессами при каждом делении у T. phoenicopterus и эндомиксисом у Paraclevelandia simplex, описанным Киддером (G. Kidder, 1938). Эндомиксис у Paraclevelandia заключается в единственном делении микронуклеуса; из возникших двух микронуклеусов один превращается в плаценту. Макронуклеус дифференцируется в это время на две части, из которых одна резорбируется в плазме, а другая сливается с плацентой в дефинитивный макронуклеус. В сущности, эндомиксис у этого вида протекает по той же схеме, что и реорганизация ядра у T. phoenicopterus (одно деление микронуклеуса; обновление макронуклеуса за счет плаценты). Однако эндомиксис у Paraclevelandia не связан с вегетативным делением, что характерно для T. phoenicoterus.

Близость реорганизационных процессов при делении T. phoenicopterus и Loxodes к эндомиксису, описанному для других инфузорий, позволяет предположить происхождение эндомиксиса от реорганизации ядра за счет микронуклеусов при каждом делении.

Выводы

1. Инфузория Trachelocerca phoenicopterus обладает своеобразным сложным ядром, состоящим из шести микронуклеусов и сложного макронуклеуса. Последний образуется путем слияния шести зачатков микронуклеусов. Ядерный аппарат T. phoenicopterus, будучи дифференцирован на макро- и микронуклеусы, обнаруживает тем самым сходство с ядерным аппаратом других инфузорий.

2. Во время каждого вегетативного деления у T. phoenicopterus происходит своеобразная реорганизация сложного макронуклеуса за счет микронуклеусов. Все шесть микронуклеусов делятся митотически первый раз, после чего две группы по шесть микронуклеусов расходятся в дочерние особи. Вещество сложного макронуклеуса пассивно распределяется между дочерними индивидами и частично резорбируется в плазме.

Затем наступает второе (реорганизационное) деление всех микронуклеусов, в результате которого в каждой дочерней особи возникает двенадцать микронуклеусов. Половина последних превращается в зачатки (плаценты) макронуклеусов. Эти зачатки останавливаются в развитии на стадии распада спиремы и в таком виде сливаются, образуя вместе с нуклеолами и хроматином материнского макронуклеуса новый сложный макронуклеус. Внутрь последнего попадают и шесть микронуклеусов дочерней особи.

3. Сложный макронуклеус T. phoenicopterus неспособен к делению. Примитивность его строения выражается в отсутствии вторичного хроматина и в том, что макронуклеусы других инфузорий при своем индивидуальном развитии проходят стадию, характерную для макронуклеуса T. phoenicopterus,— стадию распада спиремы.

4. Слияние примитивных свободных макронуклеусов в сложный макронуклеус T. phoenicopterus, несомненно, есть явление вторичное.

5. Ход изменений ядерного аппарата T. phoenicopterus во время деления имеет много общего с таковым у Loxodes. Он обнаруживает также сходство с эндомиксисом у других инфузорий, в особенности у Paraclevelandia, где эндомиксис протекает в наиболее простой форме.

6. В неблагоприятных условиях сложное ядро подвержено процессу фрагментации, который имеет дегенеративный характер. Кроме того, оболочка сложного ядра может растворяться и образовываться заново.

Литература

Богданович А., 1930. Über die Konjugation von Loxodes striatus etc., Zool. Anz., Bd. 87, 9/10.

Казанцев В., 1910. Zur Kenntnis von Loxodes rostrum, Arch. f. Protist., Bd. 20, I.

Лебедев В., 1909. Über Trachelocerca phoenicopterus Cohn, Arch. f. Protist., Bd. 13, 1.

Пешковская Л. С., 1936. Изменения ядерного аппарата Climacostomum virens при конъюгации, Биол. журн., т. V, вып. 2.— 1948. Метаморфоз ядерного аппарата при половом процессе двух видов брюхоресничных инфузорий, Тр. Ин-та цитол., гистол. и эмбриол., т. 3, вып. 1.

Полянский Ю. И., 1934. Geschlechtsprozesse bei Bursaria truncatella O. F. Müll., Arch. f. Protist., Bd. 81, 3.

Россолимо Л. Л., 1916. Наблюдения над Loxodes rostrum O. F. Müller, Дневн. зоол. отд. Моск. об-ва любит. естествозн., нов. серия, т. 3, № 4.

Сварчевский Б., 1928. Beobachtungen über Spirochona elegans n. spec., Arch. f. Protist., Bd. 61, 2.

Шевяков В. Т., 1896. Организация и систематика Infusoria Aspirotricha, Зап. Акад. наук, 8 серия, физ.-мат. отд., т. 4, № 1.

Calkins G. N., 1912. The paedogamous conjugation of Blepharisma undulans St., J. of Morphol., vol. 23, 4.

Haas G., 1933. Beiträge zur Kenntnis der Cytologie von Ichthyophthirius multifiliis, Arch. f. Protist., Bd. 81, I.

Ikeda J. a. Ozaki Y., 1918. Notes on a new Boveria species, Boveria labialis n. sp., J. College of Sci. Univ. Tokyo, vol. 40, 6.

Joseph H., 1907. Beobachtungen über die Kernverhältnisse von Loxodes rostrum O. F. M., Arch. f. Protist., Bd. 8, 2.

Kahl A., 1927. Neue und ergänzende Beobachtungen holotricher Ciliaten. I, Arch. f. Protist., Bd. 60, I.— 1930. Wimpertiere oder Ciliata. T. I. Die Tierwelt Deutschlands, Lfg. 18.

Kidder G., 1938. Nuclear reorganization without cell division in Paraclevelandia simplex etc., Arch. f. Protist., Bd. 91, I.

Klitzke M., 1915. Ein Beitrag zur Kenntnis der Kernentwicklung bei den Ciliaten, Arch. f. Protist., Bd. 36, 2.

Seshachar B., 1950. The nucleus and nucleic acids of Chilodonella uncinatus Ehrbg., J. Exp. Zool., vol. 114, 3.

Stranghöner E., 1932. Teilungsrate und Kernreorganisationsprozess bei Paramaecium multimicronucleatum Powers and Mitchell, Arch. f. Protist., Bd. 78, 2.

Turner J., 1930. Division and conjugation in Euplotes patella, with special reference to the nuclear phenomena, Univ. Calif. Publ. Zool., vol. 33, 10.

Young D., 1939. Macronuclear reorganization in Blepharisma undulans, J. of Morphol., vol. 64, 2.

ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

ТОМ XXXIV 1955 ВЫП. 4

К ВОПРОСУ О НАЛИЧИИ КЛИНИЧЕСКИХ ОНХОЦЕРКОЗНЫХ ОЧАГОВ ЛОШАДЕЙ И ИХ СВЯЗИ С МОКРЕЦАМИ

Е. В. МОЛЕВ

Московский зоотехнический институт коневодства

Введение

Изучая экологию переносчиков онхоцеркоза лошадей — кровососущих насекомых рода Culicoides (мокрецы), мы встретились с интересными фактами очаговости локализации клинического онхоцеркоза лошадей, о чем в литературе еще не имеется сведений.

Основные признаки трансмиссивного очага, по акад. Е. Н. Павловскому, следующие: «1) возбудитель; 2) животные-резервуары; 3) переносчик; 4) «вместилище очага» в пространственном отношении и 5) наличие факторов внешней среды, благоприятствующих существованию биотических элементов очага и циркуляции возбудителя соответственного зооноза».

Все эти признаки свойственны клиническому онхоцеркозному очагу лошадей. Возбудителем онхоцеркоза является гельминт Onchocerca cervicalis; животным-резервуаром — лошадь; переносчиками онхоцеркоза — мокрецы; «вместилищем очага» — территория, на которой распространен онхоцеркоз, факторами внешней среды, способствующими жизнедеятельности биотических элементов онхоцеркозного очага,— физико-географические и климатические условия существования мокрецов, а также условия содержания лошадей и ухода за ними.

Выявлению клинических онхоцеркозных очагов и их связи с мокрецами посвящена настоящая работа.

Литературные данные

Клинический онхоцеркоз лошадей (который мы в дальнейшем изложении именуем просто онхоцеркоз) довольно сильно распространен в ряде районов СССР. В некоторых ветеринарных лазаретах за первые 18 месяцев войны онхоцеркоз составлял 50% общего числа всех заболеваний холки лошадей. Н. Д. Медведев (1947) сообщает, что болезнь имела равномерное распространение по всей линии фронта и что, «следовательно, географические и метеорологические условия не имеют существенного значения для большего или меньшего развития инвазии». И дальше: «Форсированная эксплуатация этих лошадей, обусловленная военной необходимостью, неподготовленностью повозочных, новое конское снаряжение, огнестрельные травмы — способствовали обострению скрытых или асептических форм онхоцеркоза».

П. А. Триленко и Ф. П. Булимов (1943) нашли микрофилярий в 30 из 32 трупов павших лошадей, не имевших клинических признаков онхоцеркоза, т. е. показали, что 93% лошадей было поражено в той или иной степени O. cervicalis.

П. П. Пирог (1949) при гистологическом исследовании 360 трупов взрослых лошадей, у которых не наблюдалось клинического проявления онхоцеркоза, обнаружил у всех O. cervicalis; автор считает, что все взрослые лошади центральных областей РСФСР инвазированы. В тканях жеребят и молодняка онхоцеркоз был отмечен у 22% всех исследованных особей.

По данным П. Рудько и З. Рудько (1938), O. cervicalis локализуются во всех тканях.

В 1949 г. на Всесоюзном совещании гельминтологов в Москве представители Ивановской области и Белорусской ССР обращали внимание участников совещания на

серьезную опасность увеличения онхоцеркоза в этих местах и призывали к скорейшему изучению причин заболевания онхоцеркозом и разработке соответствующих профилактических мероприятий.

Резюмируя приведенные литературные данные по онхоцеркозу лошадей, следует указать на неправильный вывод И. Д. Медведева о том, что «географические и метеорологические условия не имеют существенного значения для большего или меньшего развития инвазии». Такое положение могло быть верно только на линии фронта, куда лошади попадали из разных онхоцеркозных очагов и где, как справедливо замечает автор, форсированная эксплуатация их и другие указанные выше причины способствовали проявлению онхоцеркоза.

На самом же деле эта болезнь приурочена к определенным местностям с низким рельефом, о чем сообщают также П. Рудько и З. Рудько. Весьма интересен и важен факт 100%-ной инвазии лошадей в центральных областях РСФСР, как об этом известно из работ П. П. Пирога. Единственное сомнение вызывает то, что до сих пор еще отсутствует точная диагностика микрофилярий нематод, встречающихся в организме лошади

Методика исследования

Обследования онхоцеркозных очагов производились в Московской и Ивановской областях. Изучались физико-географические условия указанных местностей, распространение заболеваний лошадей онхоцеркозом, распространение мокрецов и зараженность мокрецов и лошадей микрофиляриями.

Для того чтобы выяснить распространенность заболевания лошадей онхоцеркозом и его связь с мокрецами, мы изучали истории болезней лошадей из двух ветеринарных лечебниц — Шуйской ветлечебницы и Ивановской областной ветеринарной поликлиники. Из карточек выписывались следующие сведения: адреса хозяйств, где заболели лошади, время поступления в стационар, клички, пол, возраст и масть, время выписки из лечебницы и результаты лечения. Диагнозы онхоцеркоза в Ивановской ветеринарной поликлинике были подтверждены последующим нахождением у больных лошадей O. cervicalis (отдельных фрагментов его тела).

Обследование рельефа местности производилось путем выездов на места, где имелись онхоцеркозные очаги. Здесь мы осматривали пастбищные угодья, отмечали наличие на них водоемов и растительности. Исследовали места выплода личинок и куколок мокрецов. Сбор мокрецов производился при помощи сачков и пробирок. Места выплода мокрецов в водоемах определялись по сборам личинок и куколок при помощи пластмассовой тарелки белого цвета.

В онхоцеркозных очагах обследовались животноводческие помещения: конюшни, коровники, птичники — и прилегающая к ним территория. Мы обращали внимание на наличие в помещениях имаго мокрецов в течение суток в зависимости от температуры, влажности, освещения и общей благоустроенности. Вели наблюдения за содержанием лошадей, уходом и эксплуатацией их; тщательно обследовали денники онхоцеркозных лошадей.

Зараженность лошадей микроонхоцерками проверялась нами посредством прижизненной экстирпации кожи в боковой области шеи (на ее середине).

Кроме того, у лиц, непосредственно связанных с обслуживанием лошадей, были собраны сведения по этиологии онхоцеркоза.

При описании очагов мы применяем термины: постоянные очаги, вторично-постоянные («дочерние» — по акад. Е. Н. Павловскому), вторично-временные и случайные очаги.

Постоянными (или первичными, по Е. Н. Павловскому) мы называем такие очаги, которые существуют по крайней мере в течение нескольких лет и где каждый год обнаруживают онхоцеркозных лошадей. Заболевание за это время охватывает ряд местных лошадей. Вторично-постоянный, или дочерний, очаг возникает в порядке «иррадиации», в том случае, если в данную, ранее благополучную, местность (хозяйство) поступают онхоцеркозные лошади со стороны, после чего заболевают и местные лошади. Вторично-временный очаг характеризуется тем, что он возникает среди местных лошадей в благополучном по онхоцеркозу хозяйстве, но в местности, типичной для онхоцеркозных очагов. Болезнь возникает, а затем исчезает и может долго не повторяться. И, наконец, случайный очаг — это такой очаг, когда в нетипичную для онхоцеркозного очага местность и в благополучное по онхоцеркозу хозяйство прибывают извне онхоцеркозные лошади и болеют только они. После их выбытия новых случаев онхоцеркоза у местных лошадей не возникает.

Постоянные, вторично-постоянные и вторично-временные очаги сходны между собой: 1) по рельефу местности, 2) по местам выплода мокре-

цов и 3) по характеру пастбищ. Рельеф их обычно ровный, низкий, лесистый с небольшими мелководными реками и речками с низкими берегами и медленным течением — до 0,5 м/сек. Имеются влажные луга и болотистые участки. Места выплода мокрецов расположены главным образом по берегам рек, на их низких участках (поймах), на мелководных бродах. Кроме того, выплаживание мокрецов происходит почти на всей территории сырого луга, леса, в мелких водоемах типа прудов, луж и канав, расположенных на территории животноводческих ферм и на пастбищах. Пастбища же располагаются преимущественно на берегах рек и на влажных лугах — выпасах.

Случайные онхоцеркозные очаги отличаются от вышеописанных очагов тем, что возникают большей частью в местности с более высоким рельефом, пересеченным реками со сравнительно узкими и небольшими долинами. Течение рек более быстрое; они более глубоки и имеют высокие берега. Водоемы немногочисленны. Пастбища сухие.

Очаги онхоцеркоза в Ивановской области

Во многих районах области существуют настоящие, как бы эндемические природные очаги, где из года в год встречается онхоцеркоз. К таким районам относятся Лежневский, Приволжский, Середской, Шуйский и областной город Иваново.

По материалам Ивановской областной ветполиклиники, всего за 3 года зарегистрировано 30 онхоцеркозных лошадей. Однако эти данные неполны. Из ряда районов из-за дальности расстояния или из-за того, что лошадей лечили на месте, не посылали больных лошадей в Ивановский стационар (например, Шуйский район). Распространенность онхоцеркозных очагов в Ивановской области и их характеристика представлены в табл. 1 и 2.

Таблица 1

Распространенность онхоцеркоза в Ивановской области

(По материалам областной ветполиклиники и Шуйской ветлечебницы)

Годы	Районы										
	г. Иваново	Лежневский	Приволжский	Середской	Ивановский	Семеновский	Аньковский	Комсомольский	Кохомский	Шуйский	Итого
	Число случаев онхоцеркоза										
1948	3	—	1	—	1	1	—	—	—	13	19
1949	4	—	—	—	—	—	—	1	—	15	20
1950	5	4	3	4	1	1	1	—	1	15	35
Всего	12	4	4	4	2	2	1	1	1	43	74

Из табл. 2 видно, что всего в Шуйском районе обнаружено 17 очагов, из них постоянных — четыре (Васильевский, Юрчаковский, Дроздовский и Змиево-Милюковский), вторично-постоянный — один (Перевесновский) и вторично-временных — 12.

Все 17 очагов оказались очень сходными по условиям рельефа местности, выплода мокрецов и характеру пастбищ.

Нам кажется, что разница в численности случаев онхоцеркоза лошадей в разных очагах района зависела в основном от степени эксплуатации

Таблица 2

Характеристика онхоцеркозных очагов в Шуйском районе Ивановской области в 1948—1951 гг.

№ п/п	Название очага	Характер очага	Колич. онхоцеркозных лошадей по годам				Итого
			1948	1949	1950	1951	
1	Васильевский	Постоянный	1	3	1	1	6
2	Юрчаковский	„	2	2	2	2	8
3	Ворожинский	Вторично-временный	—	2	1	—	3
4	Дроздовский	Постоянный	2	—	2	3	7
5	Якиманский	Вторично-временный	2	—	—	—	2
6	Змиево-Милюковский	Постоянный	5	1	4	1	11
7	Польковский	Вторично-временный	—	1	1	—	2
8	Перевесновский	Вторично-постоянный	—	2	3	2	7
9	Шуйский	Вторично-временный	1	1	—	—	2
10	Запрудновский	„	—	1	—	—	1
11	Тепляковский	„	—	1	—	—	1
12	Аистовский	„	—	—	—	2	1
13	Ивонинский	„	—	—	—	1	1
14	Качаловский	„	—	—	—	1	1
15	Федорковский	„	—	1	—	—	1
16	Дуниловский	„	—	—	1	—	1
17	Семейкинский	„	—	—	—	2	2
	Всего		13	15	15	15	58

лошадей. Большее количество больных лошадей выявлено в очагах, близких к городу или к гужевым транспортным артериям. Видимо, неправильная эксплуатация животных в таких местах способствовала большему распространению онхоцеркоза.

В 31 селении Шуйского района было отмечено наличие онхоцеркоза лошадей. Надо полагать, что эта болезнь здесь распространена еще шире и не о всех случаях сообщалось в райветучасток.

Можно наметить восемь гнезд-очагов на территории Шуйского района. Неблагополучные по данному заболеванию селения расположены друг от друга на расстоянии от 1 до 4 км, чаще — 1—2 км, у истоков заиленных речек. В районе найдены следующие онхоцеркозные очаги:

№ 1 — Васильевский очаг у истоков р. Матни (приток р. Людих), впадающей в р. Тезу; селения Крохино, Б. Середнево, Михалево, Мотово и село Васильевское. В этом очаге за 4 года было шесть случаев онхоцеркоза.

№ 2 — Юрчаковский очаг по р. Мардасу (притоку р. Тезы); деревни Стогово, Лаврово, Чижово; восемь случаев.

№ 3 — Ворожинский очаг у истоков р. Северки (притока р. Уводи); деревни Ворожино и Лекунино; три случая.

№ 4 — Дроздовский очаг у истоков р. Серой (притока р. Тезы); деревня Петрилово и село Дроздово; семь случаев.

№ 5 — Якиманский очаг у истоков р. Тюнеха (притока р. Тезы); деревня Горяново и село Якиманское; два случая.

№ 6 — Змиево-Милюковский очаг юго-восточнее г. Шуи, охватываемый с запада р. Тезой; деревни Змиево, Остапово, Княжево, Захарово и Паршигино; 11 случаев.

№ 7 — Польковский очаг на левом берегу р. Тезы против устья впадающих в нее речек Себерии и Внучки; два случая.

№ 8 — Перевесновский очаг на левом берегу р. Тезы, в конце водораздела рр. Тезы и Люлиха; деревни Якушево, Перевесново и Чащево; рядом находится торфяное болото; семь случаев.

Кроме таких гнездовых очагов, в Шуйском районе имеются одиночные очаги, приуроченные к отдельным селениям. В таких очагах было по

одному-два случая онхоцеркоза. Распределение больных лошадей по районам видно из табл. 2.

Местности, в которых располагаются очаги, по рельефу и климатическим условиям очень сходны друг с другом, так что для примера достаточно описать Васильевский очаг, находящийся северо-восточнее г. Шуи. На этой территории, площадью в 9 км^2, находятся истоки р. Матни. Местность низинная и почти наполовину занята сырым лугом. Р. Матня очень мелкая — до 0,5 м глубиной, заилена и имеет топкие берега. Скорость течения 0,2 м/сек. Северо-западнее и западнее речки тянутся мокрые луга с дренажными каналами и отдельными бочагами часто пересыхающих ручьев, впадающих в Матню. В селе Васильевском есть два пруда. Травяная растительность типична для мокрых лугов и берегов рек. На расстоянии от 1 до 3 км от села Васильевского кругом располагаются сплошные леса. Мокрый луг — постоянно влажный, слегка кочковатый; после дождей становится совсем мокрым, с зеркалами воды. Почти весь он служит выпасом для лошадей и рогатого скота. Здесь же найдены места выплода мокрецов. Места выплода этих кровососов обнаружены также в дорожных колеях, в выбоинах от копыт, в лужах у колодцев конюшен и в загрязненных корытах для поения лошадей. Наиболее распространены мокрецы Culicoides pulicaris, C. nubeculosus, C. impunctatus и C. fascipennis, которые огромными роями вьются по вечерам и утрам около животноводческих помещений и самих животных и нападают на них. Когда влажность и температура воздуха вне и внутри помещений одинаковы, мокрецов бывает очень много и внутри конюшен, хотя они здесь мало активны.

Четыре селения очага расположены друг от друга на расстоянии до 2 км и почти на $^2/_3$ окружены мокрыми лугами. Конюшни в селениях расположены на расстоянии от нескольких метров (деревня Мотово) до 200 м от водоемов. Помещения конюшен в деревнях Мотово, Середнево и Крохино сырые, со сквозняком. Пол в денниках и в проходах земляной и загрязненный, в стойлах пол устилается соломой. Значительно лучше оборудована племенная конеферма села Васильевского, хотя онхоцеркоз отмечен и здесь. Лошади всех селений пасутся рядом, и во всех конюшнях почти каждый год встречаются онхоцеркозные лошади.

Что касается других районов области, откуда поступали больные лошади, то там подробного обследования онхоцеркозных очагов не производилось. В результате кратковременного посещения Лежневского, Приволжского и Середского районов выяснилось, что эти территории богаты болотистыми участками и лесом. Через последние два района протекает р. Волга, а через Лежневский район — р. Уводь с притоками.

Из табл. 1 видно, что на первом месте по количеству онхоцеркозных лошадей, зарегистрированных по городам, стоит областной центр г. Иваново. Город пересекает мелководная, илистая р. Уводь с притоками — р. Талкой и ручьями с оврагов. В ряде мест на проточных водоемах устроены плотины, а поэтому течение рек медленное. Берега низкие, большей частью сырые, заросшие осоковыми травами. Речные долины достигают ширины 200 м и застроены по краям фабриками и кварталами жилых домов. В городе и по соседству с ним имеются лесные парки. Почва на территории города — подзолистый суглинок, а в долинах — торфянистая. Конюшни городских предприятий: фабрики «Красная Талка», фабрики им. Ф. Зиновьева, мясокомбината и др., — расположены недалеко от речных долин.

Очаг онхоцеркоза в Раменском районе Московской области

В Раменском районе Московской области стойкий клинический онхоцеркозный очаг обнаружен около станции Гжель в конюшнях двух соседних селений колхоза им. Ленина, Речицкого сельсовета, Ново-Харито-

новского ветучастка (в деревнях Глебово и Фенино). По материалам ветучастка, онхоцеркоз здесь был в течение 4 лет.

Данная территория очень напоминает местность Шуйского района Ивановской области, т. е. имеет такой же низкий, пологий рельеф пастбищ, по которым протекают мелкие, сильно заиленные, медленно текущие речки — Гжелка и др. В дождливую погоду выпасы по речке становятся мокрыми. В иле речки, особенно на бродах у самого берега, встречается огромное количество личинок и куколок мокрецов. В слое ила площадью в 1 дм² и толщиной в 3 см находили свыше 10 000 личинок.

В конюшнях соседних деревень — Трожкова, Речицы, Турыгина и Ново-Харитоновского, отстоящих от Глебова и Фенина на расстоянии от 1 до 3 км,— онхоцеркоза нет. Лошади этих селений пасутся на более высоких пастбищах, где инвазии онхоцерками (инвазионными) через мокрецов, повидимому, не бывает.

К вопросу о связи мокрецов с клиническим онхоцеркозом

Как известно, возбудитель онхоцеркоза переносится мокрецами, которые являются для него промежуточным хозяином (J. S. Steward, 1933; J. B. Moignoux, 1951).

Нами в Московской и Ивановской областях обнаружено 14 видов мокрецов. Все они нападают на лошадей. В числе их переносчик C. nubeculosus и предполагаемые переносчики C. pulicaris, C. stigma и C. obsoletus. В последних двух видах мокрецов микроонхоцерки были найдены нами.

Суммируя материалы по онхоцеркозу 103 лошадей, полученные в Ивановской, Шуйской и Ново-Харитоновской ветлечебницах, мы видим, что поступление лошадей в стационар происходит в течение всего года (табл. 3).

Таблица 3

Поступление онхоцеркозных лошадей в ветлечебницы в 1948—1951 гг.

Месяц	Ветлечебницы			Итого	
	Ивановская	Шуйская	Ново-Харитоновская	абс.	%
	Число лошадей				
Январь	1	6	—	7	7,0
Февраль	2	6	—	8	7,7
Март	1	3	—	4	4,0
Апрель	—	2	—	2	2,0
Май	6	3	—	9	8,7
Июнь	2	6	3	11	10,6
Июль	3	8	4	15	14,5
Август	1	7	7	15	14,5
Сентябрь	4	7	—	11	10,6
Октябрь	3	6	—	9	8,7
Ноябрь	6	3	—	9	8,7
Декабрь	2	1	—	3	3,0
Всего	31	58	14	103	100

Обычно заболевание лошадей онхоцеркозом начинается почти на месяц раньше поступления животных в лечебницу. Только после того как лечение на месте не приводит к выздоровлению, а развитие болезни продолжается, лошадь направляют в стационар.

Из табл. 3 видно, что имеются две волны заболеваний: бо́льшая — весенне-летняя (май — август) и меньшая — зимняя (декабрь — февраль). Увеличение количества заболеваний в июне и июле зависит от того, что

лошади заражаются через мокрецов инвазионными микроонхоцерками в августе, сентябре и октябре. Зимний подъем онхоцеркозных заболеваний в декабре и январе вызван инвазированием лошадей в мае и июне.

Меньшая зимняя волна онхоцеркоза по сравнению с летней может быть объяснена тем, что лошади заражаются в весеннее время, когда мокрецов бывает значительно меньше, нежели позднее. Уменьшение количества заболеваний в марте и апреле происходит оттого, что мартовские онхоцеркозные лошади заражаются в июле, когда мокрецы редко живут больше 7—10 дней. Это, как известно, не обеспечивает развития в них микроонхоцерок до инвазионной стадии, на что, по Стюарту, требуется около 25 дней. В наших лабораторных условиях, при средней температуре среды 8—14°, удавалось содержать мокрецов живыми 30 дней. Такая температура воздуха бывает чаще в весеннее и осеннее время года.

Количество осадков, выпадающих в течение вегетационного периода, играет некоторую роль в выплаживании мокрецов и в увеличении численности онхоцеркозных лошадей. Так, в 1948 г. выпало 48 мм осадков — число заболевших лошадей было 24; в 1949 г. — 63,9 мм — 23 заболевшие лошади, в 1950 г. — 59 мм — 37 заболевших лошадей (данные по онхоцеркозу из трех упомянутых ветлечебниц). После «сырого» 1949 г. число случаев онхоцеркоза лошадей увеличилось.

По нашим наблюдениям, мокрецы интенсивно нападают на лошадей всех возрастов, кроме жеребят-сосунков, так как более густая шерсть у таких жеребят служит некоторым препятствием для кровососания. Если мокрецы и нападают на жеребят-сосунков, то неактивно. Обычно они вяло ползают по шерсти и быстро улетают.

По материалам Ивановской и Шуйской ветлечебниц за 1948—1951 гг., заболевания лошадей онхоцеркозом распределялись по возрастам следующим образом:

Возраст (лет)	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	16	17	18	19	22	23	26	Итого
Число случаев	6	2	5	7	9	7	14	10	8	4	3	4	1	1	3	1	1	1	1	1	89

Из приводимых данных видно, что заболевания онхоцеркозом начинаются у лошадей с двухлетнего возраста. Как известно, такие лошади еще не эксплуатируются, и поэтому обычная главная причина проявления клинического онхоцеркоза — неправильная эксплуатация животных — отпадает. Наиболее часто заболевают лошади в возрасте от 5 до 10 лет.

Влияние ухода за лошадьми и условий их содержания на заболевание онхоцеркозом

Влияние ухода и содержания на заболевание лошадей онхоцеркозом недостаточно выяснено. Неясен, например, вопрос о влиянии кормления, так как заболевают и очень упитанные животные. Несомненно одно — что в сухих конюшнях, дальше отстоящих от мест выплода мокрецов, мало мокрецов, а поэтому и онхоцеркоз здесь редок. Повидимому, основную роль в проявлении болезни играет выпас лошадей на влажных пастбищах.

В Звенигородском, Можайском, Раменском районах Московской области и в Шуйском районе Ивановской области просмотренные нами конюшни были плохо оборудованы (сырой пол в проходах и денниках, сквозняк). Тем не менее, и в таких конюшнях первых двух районов онхоцеркоза не было. Надо сказать, что здесь почти отсутствовали сырые пастбища.

Немаловажную роль в проявлении онхоцеркоза лошадей играет их неправильная эксплуатация (перегрузка и пр.) в онхоцеркозных очагах. По заявлениям большинства лиц, непосредственно обслуживающих коней,— конюхов и возчиков — болезнь проявляется уже через 1—3 дня после тяжелой работы лошади (на пахоте, на подвозке материала). Чаще всего это бывает в весеннее и осеннее время, когда проезд становится затруднительным, что вызывает травматизацию отдельных частей тела животного. Такого же мнения придерживаются И. Д. Медведев (1947), З. Рудько и П. Рудько (1938).

К вопросу о постоянстве онхоцеркозных очагов

По данным обследования, некоторые онхоцеркозные очаги оказались вторичного происхождения. Так, в Перевесновском очаге Шуйского района Ивановской области, по словам колхозного зоотехника, онхоцеркоза не было до 1945 г. Затем была приобретена лошадь, которая в этом же году заболела онхоцеркозом. В 1946 г. заболели уже четыре местные лошади, и с этого времени онхоцеркоз появлялся почти каждый год до 1949 г.

Таким образом, возникновение новых очагов онхоцеркоза при попадании в конюшню больного животного вполне возможно. Если больная лошадь попала в среду, нетипичную для локализации онхоцеркозного очага, т. е. в местность со сравнительно высоким рельефом, с отсутствием низких пастбищ и участков массового выплода кровососов-мокрецов, то постоянного очага не возникнет (пример — очаги Звенигородского и Можайского районов). Если же онхоцеркозная лошадь попала в местность, благоприятную для развития инвазии, образуется вторично-постоянный очаг (пример — Перевесновский очаг). Вообще же каждая местность с низинным рельефом, низкими пастбищами и заиленными водоемами может стать онхоцеркозным очагом в пределах центральных областей РСФСР. Достаточно попасть сюда животному-резервуару (лошади) с онхоцерками, хотя бы на несколько минут, в период активности переносчиков-мокрецов, чтобы уже через некоторое время (приблизительно через 25 дней) эта местность стала потенциально опасной по инвазии онхоцеркозом. В зимних условиях онхоцеркозные очаги неопасны из-за отсутствия в это время взрослых мокрецов.

Итак, в природе существуют такие биотопы, где могут возникнуть вторично-временные, вторично-постоянные или постоянные онхоцеркозные очаги, но это может быть только при обязательном, хотя бы кратковременном, пребывании в них лошадей, инвазированных Onchocerca cervicalis.

Профилактика онхоцеркоза

Для профилактики онхоцеркоза необходимо проводить следующие мероприятия.

1. Пастьба на сырых пастбищах и неправильная эксплуатация лошадей ведут к заболеваниям. Располагать конюшни следует по возможности дальше от водоемов с низкими берегами и от низких и сырых мест, лучше всего — на песчаной почве.

2. Для предохранения лошадей от укусов надо использовать для пастьбы ветреные дни, а также дни или время дня с низкой температурой воздуха (ниже 9°) и ночь. Днем мокрецов бывает меньше всего с 10 до 14 час. Кроме того, следует применять отпугивающие средства, которыми обрабатывают тело животного. Когда наблюдается массовое нападение мокрецов, необходимо окна и двери животноводческих помещений держать закрытыми или устанавливать на них сетки. Неплохо защищает от мокрецов портьера на дверях, пропитанная отпугивающими веществами. Внутри помещений должно быть сухо, так как замечено,

что в сухие помещения мокрецы мало залетают. Проникших в здание насекомых уничтожают на окнах и около источников света, куда они стремятся в силу фототаксиса. Делается это при помощи препаратов ДДТ, гексахлорана и др., которые употребляются в виде дустов, суспензий и аэрозолей. Этими же средствами можно вести эффективную борьбу и с личинками мокрецов на месте выплода.

3. Следует проводить осушение заболоченных территорий и выравнивание выбоин в почве от копыт, дорожных колей и пр. Это значительно снизит выплод кровососов.

4. Из биологических методов рекомендуется разведение рыб (карасей, карпов и др.), которые поедают личиночные и взрослые формы мокрецов, обитающих в более или менее крупных водоемах.

Выводы

1. Нами обнаружена очаговость клинического онхоцеркоза лошадей в Московской и Ивановской областях РСФСР.

2. Клинический онхоцеркоз часто имеет гнездовое расположение у истоков заиленных рек, в селениях, расположенных друг от друга на расстоянии от 1 до 4 км (чаще — 1—2 км). В Московской области обнаружен один постоянный очаг и два случайных. В Ивановской области онхоцеркоз лошадей встречается в восьми районах и двух городах. В Шуйском районе Ивановской области найдено восемь гнездовых очагов и девять — в виде отдельных точек.

3. В трансмиссивных онхоцеркозных очагах местность имеет низкий рельеф, влажные пастбища, граничащие с болотами и лесами. Здесь обнаруживается массовый выплод переносчиков онхоцеркоза — мокрецов. Найдено 14 видов мокрецов, нападающих на лошадей, в том числе Culicoides nubeculosus (переносчик), C. obsoletus и C. stigma (предполагаемые переносчики). Наиболее распространен C. pulicaris.

4. Необходимо избегать содержания лошадей в выявленных онхоцеркозных очагах; не следует их содержать и в тех местах, которые по рельефу типичны для онхоцеркозного очага. В укрупненных колхозах вполне возможно обеспечить содержание и выпас лошадей в здоровой местности. Расстояние в 1—2 км от онхоцеркозного очага, по нашим наблюдениям, уже достаточно для предохранения лошадей от онхоцеркоза.

5. По материалам ветлечебниц выяснилось, что наибольшее количество заболеваний лошадей онхоцеркозом приходится на май — август и декабрь — февраль. Первое повышение численности заболевших возникает в результате инвазии микроонхоцерками через мокрецов в осеннее время: в августе, сентябре и октябре, а второе — в весенне-летнее время: в мае и июне, когда в мокрецах бывает больше инвазионных микроонхоцерок.

6. После «сырых» лет увеличивается количество заболеваний онхоцеркозом, что опять-таки связано с большей активностью мокрецов в эти годы.

7. У молодняка онхоцеркоз редок, что объясняется слабой активностью нападения мокрецов на жеребят. Лошади в возрасте с 5 до 10 лет наиболее подвержены онхоцеркозу.

8. Из профилактических мероприятий рекомендуются улучшение ухода за лошадьми и условий их содержания, осушение влажных пастбищ и территории около животноводческих помещений, борьба с личиночными и взрослыми стадиями мокрецов.

Литература

Медведев И. Д., 1947. Ветеринарная военно-полевая хирургия в Великой Отечественной войне 1941—1945 гг., Воениздат.

Молев Е. В., 1951. К экологии мокрецов куликоидес — переносчиков онхоцеркоза лошадей, Ветеринария, № 4.— 1952. К экологии кровососущих насекомых рода Culicoides (мокрецов), Зоол. журн., т. XXXI, вып. 4.

Павловский Е. Н., 1946. Руководство по паразитологии человека, ч. 1.— 1948. То же, ч. 2.
Пирог П. П., 1949. Динамика патолого-морфологических изменений при онхоцеркозе лошадей (автореф. дисс.), Загорск.
Рудько П. и Рудько З., 1938. Інвазія як один з этіологічних факторів тендовагінітів, бурсітів і нагнітів холки коней, Вет. справа, № 9.
Скрябин К. И. и Ершов Б. С., 1939. Гельминтозы лошади, Сельхозгиз.
Скрябин К. И. и Шихобалова Н. П., 1945. Филярии животных и человека, Изд-во АН СССР.
Триленко П. А., 1944. Неклинический онхоцеркоз и паразитирование O. cervicalis в остистых отростках грудных позвонков лошади, Ветеринария, № 7.
Триленко П. А. и Булимов Ф. П., 1943. Распространение и диагностика онхоцеркоза лошадей, Сб. н.-практич. работ вет. состава Волховского фронта, Воениздат.
Moignoux J. B., 1951. Culicoides nubeculosus Mg. (Diptera, Ceratopogonidae), note intermediaire possible de la filarie Onchocerca reticulata Dies en Camargue, Comptes Rend. d. Seances Acad. Sci., Paris.
Steward J. S., 1933. Onchocerca cervicalis (Railliet and Henry, 1910) and development in Culicoides nubeculosus Mg., 3rd Rep. Univ. Camb. Inst. Anim. Pathol.

ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

ТОМ XXXIV 1955 ВЫП. 4

К ФАУНЕ MERMITHIDAE (ENOPLIDA: DORYLAIMATA) СССР [1]

П. А. ПОЛОЖЕНЦЕВ

Кафедра энтомологии и зоологии Воронежского лесохозяйственного института

Семейство мермитид — хорошо очерченная группа нематод с тонким (от 0,086 мм у Psammomermis kulagini и до 0,7 мм у Hexamermis alaskensis) и длинным (от 0,38 см у Hexamermis brevis и до 44 см у Mermis longissima) телом, хорошо развитыми головными папиллами, обычно явственными амфидами и лишенным мышц, длинным пищеводом.

Произведенные нами подсчеты (Положенцев, 1953) показывают, что семейство мермитид включает 19 родов и 163 вида.

Взрослые особи мермитид не питаются, живут свободно и встречаются (иногда свернувшимися в клубок или обвившимися вокруг корней растений и др.) в земле или в воде, где достигают половой зрелости. Здесь же после метаморфоза, подготовка к которому протекает в течение нескольких месяцев или лет, мермитиды откладывают яйца (оплодотворенные, редко партеногенетические, до 5000 шт. и более). Два вида — Mermis rotundata Linstow, 1883 (Туркестан) и Tetramermis vivipara Steiner, 1925 (эфеморальный вид из Vernon Creck, Utah.) — живородящи.

Личинки мермитид в качестве полостных паразитов живут и развиваются преимущественно в теле насекомых (реже пауков, многоножек и моллюсков), куда они проникают пассивно (возможно, в виде яиц с пищей — Psammomermis, Mermis) или активно (per os или перкутанно — Agamermis, Hexamermis и др.). Питаются личинки эндосмотически.

Хотя мермитиды и считаются повсеместными и давно известными полостными паразитами насекомых, в том числе и самых вредных, вызывающими кастрацию или смерть последних, их видовой состав, биология, экология и систематика изучены крайне слабо. Исследования осложняются трудностью диагносцирования энтомонематодозов, сложностью расшифровки связей нематод с хозяевами [2] и т. п., а также неразработанностью техники; литература по мермитидам крайне разбросанна и мало известна.

Значительные сборы мермитид в СССР, произведенные Филипьевым (Каменная степь Воронежской и других областей), Кирьяновой (степи близ Орска, окрестности Сталинабада, Таджикистан и др.), Зиминым (от саранчовых из разных местностей), Шаменовым (окрестности Алма-Аты) и многими другими, находятся в Зоологическом институте АН СССР (Кирьянова, 1950) и давно ждут внимания исследователей.

В таблице приводим данные по видовому составу мермитид, найденных в СССР.

---

[1] Доложено на секции почвенной энтомофауны Всесоюзного энтомологического совещания, созванного Всесоюзным энтомологическим обществом при Академии наук СССР в феврале 1954 г.

[2] Из 163 видов мермитид хозяева выявлены приблизительно лишь для 60 видов, принадлежащих главным образом к насекомым. У нас в СССР из 39 видов мермитид хозяева выявлены для 15 видов.

Виды мермитид, зарегистрированные в СССР

Виды мермитид	Автор	Место сбора
Род Agamermis Cobb, Steiner a. Christie, 1923		
Agamermis decaudata Cobb, Steiner a. Christie, 1923	А. К. Артюховский и В. А. Грейфенгаген	Леса окрестностей г. Калача, Воронежской обл. и г. Воронежа
Род Allomermis Steiner, 1925		
Allomermis trichotopson Steiner, 1925	А. К. Артюховский	Леса окрестностей г. Воронежа
Род Amphidomermis Filipjev, 1931		
Amphidomermis tenuis Hagm., 1912	Включен по Б. Е. Быховскому (1949)	
Род Bathymermis Daday, 1911		
Bathymermis helvetika Daday, 1911	А. Ф. Кипенварлиц	Болота Витебской обл.
Род Complexomermis Filipjev, 1931		
Complexomermis elegans Hagm., 1912	А. К. Артюховский и М. С. Гиляров	Леса г. Калача, Воронежской и Ворошиловградской обл.
Род Eumermis Daday, 1911		
Eumermis behningi Steiner, 1929	В. К. Эглитис	Поля колхоза «Лиесма» Латвийской ССР
	А. И. Черепанов	Алтайский край
	А. Л. Бенинг	Оз. Нуфар и Кривуша близ г. Саратова
E. solenamphidis Steiner, 1929		Р. Кама
Род Hexamermis Steiner, 1924		
Hexamermis albicans Sieb., 1848	П. А. Положенцев	Бузулукский бор Куйбышевской обл.
	П. А. Положенцев и А. К. Артюховский	Леса окрестностей гг. Калача и Воронежа
H. brevis Hagm., 1912	Они же	Леса Воронежского лесохозяйственного института
	А. К. Артюховский	Леса Острогожского лесхоза Воронежской обл.
	П. Г. Трошанин	Карачижско-Крыловский лесхоз Брянской обл.
H. pussardi Bayhs, 1933	М. С. Гиляров	Байрачные леса Ворошиловградской обл.
Hexamermis sp.	И. Н. Филипьев	Виноградники Крыма
	Онисимова	Пойма р. Лефу, Приморского края
Род Hydromermis Corti, 1902		
Hydromermis leptoposthia Steiner, 1929	А. Л. Бенинг	Р. Кама
Род Gastromermis Micoletzky, 1925		
Gastromermis gastrostoma Steiner, 1918	Включен по Б. Е. Быховскому (1949)	
Род Limnomermis Daday, 1911		
Limnomermis acroamphidis Steiner, 1929	А. Л. Бенинг	Бассейн реки Камы

Виды мермитид	Автор	Место сбора
L. bostrycodes Steiner, 1918	Включен по Б. Е. Быховскому (1949)	
L. distoicha Steiner, 1929	А. Л. Бенинг	Рр. Белая и Кама
L. potamophila Steiner, 1929	„	„ „
L. euvaginata Steiner, 1926	„	Бассейн р. Камы
L. trachelata Steiner, 1929	„	„ „
Род Mermis Duj., 1842		
Mermis aquatilis Duj., 1845	В. И. Плотников	Оз. Бологовское
M. contorta Linst., 1889	„	„ „
M. paludicola Linst., 1883	А. П. Федченко	Оз. Дурман-Ууль, Туркестан
M. longissimus Fedtsch., 1874	„	Туркестан
M. explicans Fedtsch., 1874	„	„
M. piscinalis Linst., 1904	А. Л. Бенинг	Бассейн р. Волги
M. nigrescens Duj., 1842	П. А. Положенцев	Бузулукский бор
	П. Н. Быстрицкий	Район Кинеля
	А. К. Артюховский	Район Калача
	П. Г. Трошанин	Карачижско-Крыловский лесхоз
M. drassi Linst., 1883	А. П. Федченко	Туркестан
Mermis sp.	И. А. Рубцов	Восточная Сибирь и др.
Род Mesomermis Daday, 1911		
Mesomermis oxycerca Steiner, 1929	А. Л. Бенинг	Бассейн р. Волги и р. Ик (приток Камы)
M. bursata Steiner, 1929	„	Р. Кама
Род Neomermis Linstov, 1904		
Neomermis macrolaimus Linst., 1904	А. С. Скориков	Озеро вблизи г. Саратова
Род Paramermis Linstow, 1901		
Paramermis lepnevi Filipjev, 1931	С. Г. Лепнева	Переславское оз., Ярославская обл.
P. fluviatilis Hagm., 1912	Включен по Б. Е. Быховскому (1949)	
Род Psammomermis Pologenzew, 1941		
Psammomermis korsakovi Polog., 1941	П. А. Положенцев	Бузулукский бор
P. kulagini Polog., 1941	„	„ „
P. busuluk Polog., 1952	П. А. Положенцев и А. К. Артюховский	Хреновской бор, Воронежская обл.
Род Pseudomermis de Man, 1903		
Pseudomermis zykoffi de Man, 1903	В. П. Зыков	Р. Волга
Род Skrjabinomermis Pologenzev, 1952		
Skrjabinomermis tolski Polog., 1952	П. А. Положенцев	Бузулукский бор
S. sukatschevi Polog., 1952	„	„ „

Таким образом, из 19 родов со 163 видами семейства мермитид, известных в литературе, в СССР зарегистрировано 17 родов с 39 видами.

По средам обитания во взрослом состоянии наши мермитиды распределяются следующим образом (цифры в скобках обозначают число видов данного рода).

Живут в воде: Eumermis (2), Hydromermis (1), Limnomermis (6), Mermis (4), Mesomermis (2), Neomermis (1), Bathymermis (1), Amphidomermis (1), Gastromermis (1), Paramermis (2).

Живут в земле: Agamermis (1), Allomermis (1), Complexomermis (1), Hexamermis (3), Mermis (5), Psammomermis (3), Pseudomermis (1), Skrjabinomermis (2).

Из 21 вида, живущего в воде, хозяева определены для Mermis aquatilis, M. contorta и Limnomermis euvaginata — личинки Chironomus plumosus (Бенинг); для Agamomermis sp. (Limnomermis?) — Aëdes dorsalis и Aë. contans (Шахов); для Mermis sp.— личинки, куколки S. caucasicum, Eus. angustitarse, W. mediterrana и другие виды Simuliidae (Рубцов, Тертерян, Джафаров). У 15 видов хозяева остаются неизвестными. Из 18 видов мермитид, живущих в земле, хозяева отмечены у 10: Agamermis decaudata паразитирует в гусеницах Aporia crataegi, Biston pomonaria и Acridodea (Артюховский); Complexomermis elegans паразитирует в Stenobothrus, Decticus, в гусеницах Porthetria dispar, Operophtera brumata (Артюховский); Hexamermis albicans паразитирует в гусеницах Porthetria dispar и Acridiformes (Положенцев и Артюховский); Hexamermis brevis паразитирует в личинках видов Diptera (Артюховский, Hexamermis sp.— в долгоносике Otiorrhynchus asphaltinus (Филипьев) и Hexamermis sp.— в гусеницах Cirphis unipunctata (Онисимова); Mermis nigrescens паразитирует в личинках Melolontha vulgaris (Кеппен, Трошанин), M. longissima — в саранче (Федченко); Psammomermis korsakovi и P. kulagini паразитируют в личинках Melolontha hippocastani (Положенцев).

Кроме того, обычно без указания видов и родов паразитов и хозяев, мермитиды отмечались в следующих сухопутных насекомых.

В саранчовых — Брамсоном (1881, Украина); Кеппеном (1882, Крым); Шатиловым и Борзенковым (см. Кеппен, 1882, Крым); Рекало (1887, Бессарабия); Федченко (1874—1886, Туркестан); Винокуровым (1914, Ставрополь-Кавказский); Быстрицким (1933, Куйбышевская обл.); Фроловой (1933, 1937, Воронежская обл.); Бережковым (1936, Сибирь); Дюковым (1936, Казахстан); Шаменовым (1945, Казахстан); Сахаровым (1947, Нижнее Поволжье); Зиминым (см. Кирьянова, 1950, сборы из различных мест); Мищенко (1952, Кинель).

В богомолах — Фроловой (1933, Туркмения).

В клопах — Васильевой (1949, Воронежская обл.).

В жуках (хрущи) — Мечниковым (1879, Одесская обл.), Кеппеном (1881, 1882, различные места); Тарнани (1900, 1901, Башкирия, Радомские боры, дача Руда и др. в Белоруссии); Россиковым (1901, Украина, Башкирия и др.); Огиевским (1908, Киевская и Черниговская обл.); Пршемецким (1909, Бузулукский бор, Куйбышевская обл.); Плотниковым (1910, Бузулукский бор); Положенцевым (1932, 1941, 1953, Бузулукский бор); Быховским (1949, водные обитатели); Трошаниным (1949, 1953, Брянская обл.); Гиляровым (1953, Ворошиловградская обл.). В долгоносиках — Поспеловым (1913, Киевская обл.); Филипьевым (1930, Крым).

В чешуекрылых — Красильщиком (1900, Северный Кавказ); Фроловой (1937, Воронежская обл.); Лозина-Лозинским (1949, Ставропольский край); Положенцевым и Артюховским (1953, Воронежская обл.); Гришаевой и Степановой (1951, Воронежская обл.); Овчинниковым (1952, Бурят-Монголия); Снигиревским и Яфаевой (1952, Башкирия); Флеровым (1952, Томская обл.).

В двукрылых — Арнольдом (1915, Витебская обл.); Рейнгардтом (1924, Екатеринославская обл., см. Павловский, 1925); Шаховым (1925, 1927, Харьковская обл.); Рубцовым (1939, 1940, 1951, Забайкалье и др.); Тертеряном (1951, Армения), Джафаровым (1951, Азербайджан); Усовой (1953, Карело-Финская ССР); Кирьяновой (1950, 1951, разные места).

Без указания хозяев Mermithidae отмечены также Филипьевым (1930, Воронежская обл.); Лепневой (1950, Переславское оз., Ярославская обл.); Райковым и Римским-Корюковым (1948, Ленинградская обл.); Эглитисом (1951, Латвийская ССР); Кипенварлиц (1953, Полесская обл.); Алейниковой и Утробиной (1953, Татарская АССР) и др.

Биологическое изучение мермитид СССР весьма скромно. Исследованы: автором (Положенцев, 1941) — виды рода Psammomermis, живущие в личинках майского хруща, в Бузулукском бору; Шаменовым (1945) — неизвестный вид и род, паразитирующий в бескрылой кобылке, в Казахстане; Положенцевым и Артюховским (1953) — виды рода Hexamermis, живущие в гусеницах непарного шелкопряда, дубовой листовертке и др. (Воронежская обл.); Трошаниным (1953) — неидентифицированные мермитиды, живущие в хрущах, в Брянской области.

Дальнейшие фаунистические исследования по мермитидам должны заключаться в выявлении их полного видового состава по хозяевам и соответствующим средам обитания (вода — морская и пресная; почвы — сухие, влажные, различные по структурам и т. п.), в зависимости от растительного покрова, его видовой и биоценологической характеристики, густоты и других факторов.

Литература

Артюховский А. К., 1953. Поражение гусениц Porthetria dispar нематодой Hexamermis albicans (Siebold, 1848) Steiner, 1924, Работы по гельминтол. К 75-летию акад. К. И. Скрябина, Изд-во АН СССР.

Быховский Б. Е., 1949. Паразитические черви, Жизнь пресных вод СССР, Изд-во АН СССР.

Зыков В. П., 1904. Материалы по фауне Волги и гидрофауне Саратовской губ. Bull. de la Soc. Imp. des Natural. de Moscou.

Положенцев П. А., 1941. К фауне мермитид майского жука Melolontha hippocastani Fabr., Тр. Башкирск. н.-иссл. вет. станции, т. III, Уфа.— 1950. Вопросы энтомологической гельминтологии в работах русских исследователей, Тр. гельминтол. лабор. АН СССР, т. III.— 1952. Новые мермитиды песчаной почвы соснового леса, там же, т. VI.— 1952а. Роль нематод в подавлении вредных насекомых. Гельминты в лесных насекомых, Науч. зап. Воронежск. лесохозяйств. ин-та, т. XIII.— 1953. Роль гельминтов в подавлении вредных насекомых. Гельминты в сельскохозяйственных насекомых, Бюлл. Об-ва естествоиспыт. при Воронежск. гос. ун-те, т. VIII.— 1953а. К познанию нематод семейства Mermithidae, Работы по гельминтол. К 75-летию акад. К. И. Скрябина, Изд-во АН СССР.— 1954. Гельминты насекомых (нематоды и гордеиды). Обзор литературных данных. Тр. гельминтол. лабор. АН СССР, т. VII.

Положенцев П. А. и Артюховский А. К., 1953. Полезные нематоды — истребители непарного шелкопряда, журн. «Лесное хозяйство», № 4.

Федченко А. П., 1874. Зоологические заметки. III. К анатомии круглых червей, Изв. Об-ва любит. естествозн., т. X, вып. 2.— 1886. Зоогеографические исследования, ч. V, Путешествие в Туркестан, т. II.

Филипьев И. Н., 1934. Нематоды, вредные и полезные в сельском хозяйстве, М.— Л.

Steiner G., 1929. On a collection of Mermithids from the basin of the Volga River, Zool. Jb., Abt. f. Syst., Bd. LVIII.

ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

ТОМ XXXIV 1955 ВЫП. 4

ЗАДЕРЖКА В РАЗВИТИИ У ДРЕВОЯДНЫХ ВИДОВ НАСЕКОМЫХ И ЗНАЧЕНИЕ ЕЕ ДЛЯ ОПРЕДЕЛЕНИЯ ВОЗРАСТНОГО СОСТАВА И СРОКОВ ВЫЛЕТА ПОПУЛЯЦИИ

В. Н. СТАРК

Всесоюзный институт защиты растений ВАСХНИЛ

В течение последних лет исследованиями ряда авторов была доказана возможность химической борьбы с некоторыми видами скрытностволовых вредителей в фазе взрослого насекомого и малая устойчивость их в этой фазе развития к ДДТ и ГХЦГ (Старк, 1954). Гибель насекомых наблюдалась даже при небольших дозировках ядов. Однако полевая проверка действия их на узкотелых златок и ряд других групп скрытностволовых вредителей показывала иногда малую или резко колеблющуюся эффективность данного метода. Было выяснено, что одной из основных причин этого является растянутость сроков вылета жуков из мест развития. Последнее объясняется тем, что на разных кормовых деревьях развитие идет с разной скоростью, а возраст дерева и условия его роста обусловливают еще большие отклонения в сроках появления взрослой фазы насекомого. При исследованиях, проведенных в 1952—1953 гг., нами было замечено, что растянутость сроков вылета из некоторых пород деревьев объяснялась тем, что часть личинок впадала в диапаузу.

Количество диапаузирующих личинок иногда достигало 65%. Последнее наблюдалось нами не всегда, даже для одних и тех же видов насекомых, и только на некоторых породах деревьев, при определенных условиях их роста. Однако и в этом случае процент диапаузирующих личинок по годам резко колебался. Необходимо было выяснить, в каких условиях и в какой мере запас диапаузирующих личинок мог влиять на изменение численности летающей популяции. Решение этого вопроса позволило бы уточнить сроки и места химических обработок в целях подавления очагов скрытностволовых вредителей.

В качестве основного объекта исследования первоначально были выбраны узкотелые златки — массовые, весьма вредные виды, легко, как это было указано выше, погибающие от обоих ядов. Среди этой группы вредителей есть как узко специализированные, так и многоядные виды, имеющие и не имеющие диапаузы в личиночной фазе.

Работа проводилась в Савальском лесхозе Балашовской области с использованием для полевого эксперимента разработанной нами в предыдущие годы методики прижизненного заражения растущих деревьев.

В Савальском лесхозе были обнаружены следующие виды узкотелых златок рода Agrilus на дубе — Agrilus biguttatus F., A. elongatus Hbst., A. angustulus Ill., A. savalae Stark, A. graminis C.— G., A. hastulifer Ratz.; на березе — A. convexicollis Redt., A. viridis L., A. betuleti Ratz.; на тополях — A. ater L., A. viridis L., A. subauratus Gebl., A. roberti Chevr.; на шелюге — A. subauratus Gebl., A. aurichalceus Redt., A. viridis L.; на серой иве — A. viridis L., A. aurichalceus Redt., A. subauratus Gebl.; на ломкой иве — A. lineola Redt.; на жимолости — A. coeruleus Rossi; на липе —

A. auricolis Kiesw.[1], на козьей иве — A. viridis L., A. A. aurichalceus Redt., A. subauratus Gebl.; на шиповнике — A. chrysoderus Ab.; на ракитнике — A. spercki Hochh.; на крушине — A. schevyrevi Stark[2]; на яблоне — A. macroderus Ab.; на травянистых растениях — A. hyperici Creutz., A. roscidus Kiesw., A. sericans Kiesw., A. albogularis Gory, A. zigzag Mars.

Наибольшее внимание было уделено A. aurichalceus Redt., A. roberti Chevr., A. viridis L. как наиболее массовым видам.

Глубокая и резко выраженная диапауза обнаружена у шелюговой златки (A. aurichalceus Redt.). Так, личинки, вынутые из древесины и положенные на вату в чашки Петри 17 июля 1951 г., пробыли в состоянии диапаузы до 15 декабря 1954 г. При смачивании часть их давала жуков, но полного выхода жуков из диапаузирующих личинок так и не последовало.

Из 1000 личинок этого вида, закончивших развитие на шелюге, вышло следующее количество жуков: к 1 мая 1952 г.— 375, к 1 мая 1953 г.— 220, к 15 декабря 1954 г.— 166 экз. Погибло за это время 27 экз. Осталось в состоянии диапаузы 212 экз. Наличие такой глубокой диапаузы у этого массового вида и заставило сосредоточить основное внимание на нем.

Из приведенного выше списка видно, что шелюговая узкотелая златка развивается в условиях Савальского лесхоза на желтой шелюге (Salix acutifolia), серой иве (S. cinerea), козьей иве (S. caprea). Однако в массе она обнаружена только на шелюге, а на серой и особенно козьей иве встречается всегда в незначительном числе. Проследив развитие златки на всех трех породах, мы обнаружили большую разницу в развитии ее на шелюге и серой иве. На козьей иве этот вид встречается единично, и эта порода из опытов была исключена.

Для иллюстрации мы позволим себе привести сравнительную характеристику по четырем кладкам для каждой породы (табл. 1).

При просмотре табл. 1 бросаются в глаза резкие различия при развитии шелюговой златки на этих породах. Во-первых, особи с серой ивы мало отличались друг от друга по величине, цвету тела и плодовитости, в то время как у особей с шелюги все эти показатели давали резкие отклонения. Смертность на серой иве была меньше, а процент самок больше, чем на шелюге. На последней породе большая часть личинок ушла в диапаузу, в то время как при развитии златки на серой иве диапауза отсутствовала. Интересно отметить, что конечный итог (число яиц) как на той, так и на другой породе оказался почти одинаковым: от четырех кладок с 13 яйцами на серой иве было получено 141 яйцо, а на шелюге от четырех кладок с 19 яйцами получено 143 яйца. Все это говорит о том, что серая ива оказалась, повидимому, более пригодной средой для развития шелюговой златки.

Как уже отмечалось выше, еще в 1951—1952 гг. было замечено, что влажность способствует выходу личинок из диапаузы. Опыт с увлажнением помещения, где находились личинки, специально поставленный в 1953 г., подтвердил это (табл. 2).

Чем раньше было произведено увлажнение, тем больший процент личинок вышел из диапаузы. В природных условиях Савальского лесхоза

---

[1] Этот вид не был отмечен для Европейской части СССР. У Г. Г. Якобсона (1913, стр. 797) он приведен для Южной и Средней Европы и с вопросом поставлен для Приморской области Дальневосточного края (по каталогу Heyden). В более поздней сводке А. А. Рихтера (1944, стр. 164—171) этот вид также не приводится. Между тем сравнение собранных взрослых особей, их личинок и повреждений с первоописанием Кизенветтера и описаниями Рейттера 1911 г., а также более полным описанием Вахтля (T. A. Wachtl, 1888, S. 293—297) и с приводимыми этим автором рисунками личинок и повреждений убеждают в возможности отнесения наших экземпляров к этому виду.

[2] Описание этого нового вида дается в конце статьи.

Таблица 1

Развитие шелюговой узкотелой златки на желтой шелюге и серой иве в 1952—1954 гг.

Показатели	Серая ива				Шелюга			
Количество яиц в кладке	3	4	3	3	4	3	5	7
Количество личинок, достигших фазы куколки	2	4	3	2	1	2	3	2
Наличие диапаузирующих личинок	Нет	Нет	Нет	Нет	Есть	Есть	Есть	Есть
Количество вышедших жуков	2	3	3	2	1	1	2	2
В том числе самок	1	2	2	1	—	—	1	2
Величина жука в мм:								
самцы	5,1	5	5	6,1	3,5	4,6	3,2	—
самки	6	5—6,2	5,1—6,3	6,3	—	—	6,9	2,8—5,7
Цвет тела жука	Оливково-зеленый				Синий	Фиолетовый	Оливково-зеленый и синий	Оливково-зеленый
Плодовитость (число яиц у 1 самки)	26	27—31	29—32	28	—	—	57	22—64
Итого яиц от четырех кладок (к 1.VII 1954)	141				143			

Таблица 2

Выход жуков шелюговой узкотелой златки из диапаузирующих личинок при увлажнении

Дата начала увлажнения помещения	Число вышедших личинок							Число личинок, оставшихся в состоянии диапаузы
	1953 г.					1954 г.		
	10.IX	15.X	30.X	20.XI	20.XII	15.I	10.II	
28.VIII 1953	1	3	24	15	4	—	—	3
Контроль	2	1	5	7	1	3	7	24
20.XI 1953	—	—	—	—	19	21	1	9
Контроль	—	—	—	—	1	4	2	43
20.XII 1953	—	—	—	—	—	32	8	10
Контроль	—	—	—	—	—	2	4	44

серая ива всегда растет на увлажненных местах, часто около ручьев, а шелюга — либо на глубоких песках, либо на супесчаных черноземах с более глубоким залеганием грунтовых вод. Нами была осуществлена в начале июня 1953 г. пересадка зараженных златками кустов серой ивы в места произрастания шелюги, а кустов последней — в места роста серой ивы. Результаты произведенного в августе 1953 г. учета личинок таковы: на пересаженных кустах серой ивы у 47% личинок наступила диапауза, на непересаженных кустах диапаузирующих личинок не было; на пересаженных кустах шелюги из 13% личинок наступила диапауза, на непере-

саженных кустах — у 61%. Таким образом, пересадкой серой ивы из увлажненных участков на более сухие удалось вызвать диапаузу у 47% личинок, а пересадка шелюги в более увлажненные места снизила число диапаузирующих личинок на 48%.

Дополнительно был поставлен небольшой опыт по подсушиванию зараженных златками побегов. Для указанной цели побеги шелюги и серой ивы со свежими колпачками кладок мы перетягивали у основания жгутами. Жгуты накладывали в период, когда на побеге были яйца, при появлении личинок I возраста, средневозрастных личинок и личинок последнего возраста. В качестве контроля мы на каждом кусте часть побегов оставляли без перетяжки их жгутами. Результаты опыта изложены в табл. 3.

Таблица 3

Результат подсушивания побегов, зараженных шелюговой узкотелой златкой

Стадия развития, на которой наложен жгут	% личинок, впавших в диапаузу	
	на шелюге	на серой иве
Фаза яйца	96,0	62,4
Личинки I возраста	78,6	31,7
Средневозрастные личинки	69,8	16,9
Личинки последнего возраста	51,2	0
Контроль	52,3	0

Просмотр материалов табл. 3 позволяет высказать предположение, что наложение жгута увеличило процент диапаузирующих личинок на шелюге и вызвало диапаузу у личинок на серой иве. При этом чем раньше был наложен жгут, тем большее число личинок впало в диапаузу. На серой иве во всех вариантах число диапаузирующих личинок оказалось меньшим. Несомненно, что не только водоснабжение, но и сама пища, кормовое растение, является причиной диапаузы. Этот вопрос пока еще не удалось выделить и решить. Однако учеты на шелюге, растущей на почве разной влажности, подтверждают предположение, что недостаток влаги усиливает диапаузу.

Характер откладки яиц шелюговой златкой, прикрывающей кладку колпачком, через который легко можно подсчитать число отложенных яиц, возможность по входным отверстиям учитывать число внедрившихся в побег личинок и по ходам под корой проследить все последующее развитие их, а также отпад их в каждой кладке позволили нам провести учеты на большом числе кладок в разных условиях роста кормового растения. При последующем выведении жуков удалось подсчитать и процент заражения их паразитом Polymoria cavifrons Nik. Пробы были взяты с одной плантации шелюги, но из различных участков — более пониженных, влажных, и сравнительно сухих, с глубоким залеганием грунтовых вод. Результаты учетов приведены в табл. 4.

Просмотр материала табл. 4 показывает, что: 1) часть личинок из одной кладки впадает в диапаузу, а часть развивается без таковой; 2) явление диапаузы наблюдается чаще на сухом участке; 3) среднее число яиц в кладке на увлажненном участке меньше, чем на участке более сухом; при этом на последнем наблюдаются и большие отклонения в количестве яиц в одной кладке; 4) отпад личинок в период развития в абсолютных числах больше на сухом участке, где выше и процент заражения личинок паразитами. Паразитами были заражены только диа-

Таблица 4

Учет развития шелюговой узкотелой златки по кладкам

№ кладки	Пониженный участок					Сухой участок				
	Число яиц в кладке	Число личинок				Число яиц в кладке	Число личинок			
		погибших	впавших в диапаузу	развившихся без диапаузы	из них зараженных паразитами		погибших	впавших в диапаузу	развившихся без диапаузы	из них зараженных паразитами
1	3	1	—	2	1	2	1	1	—	1
2	2	—	1	1	—	7	3	3	1	2
3	2	—	1	1	1	6	1	3	2	2
4	3	1	—	2	—	4	1	2	1	2
5	4	1	1	2	1	3	2	1	—	—
6	2	—	—	2	1	8	1	4	3	3
7	5	2	2	1	2	7	1	3	2	2
8	2	—	2	—	1	3	3	—	—	—
9	3	1	1	1	1	4	1	1	2	—
10	3	2	—	1	—	4	2	1	1	1
11	4	1	—	3	—	3	2	1	—	—
12	3	—	—	3	—	7	4	1	2	1
13	2	—	1	1	1	9	1	4	4	3
14	3	—	1	2	1	2	1	1	—	—
15	3	1	—	2	—	2	1	—	1	—
16	4	—	1	3	1	4	2	1	1	1
17	3	1	2	—	1	3	1	1	1	—
18	4	2	2	—	2	4	—	2	2	2
19	4	1	1	2	1	8	—	5	3	3
20	5	1	2	2	1	8	4	3	1	2

паузирующие личинки. Характер развития личинок на пониженном участке несколько напоминал развитие их на серой иве. Повидимому, условия более сильного увлажнения усилили эту тенденцию личинок и увеличили число диапаузирующих особей.

На основании изложенного можно предполагать, что в засушливые годы число диапаузирующих личинок может увеличиться. Это повлечет за собой накопление запаса личинок, а увлажнение в годы, следующие за засушливым периодом, вызвав выход массы личинок из диапаузы, обусловит резкое увеличение численности взрослых особей; следствием этого явится массовое заражение и последующее усыхание шелюги. Косвенное подтверждение этому мы видим в материалах учетов за последние 4 года (табл. 5).

Таблица 5

Количество (в %) диапаузирующих личинок шелюговой узкотелой златки и зараженных побегов на желтой шелюге и серой иве

Год учета	% диапаузирующих личинок		% зараженных побегов	
	на шелюге	на серой иве	на шелюге	на серой иве
1950	72,4	5,1	21,5	2,3
1951	83,1	6,3	20,8	1,9
1952	31,6	Нет	69,7	8,7
1953	40,6	„	67,2	9,1
1954	65,3	3,2	27,3	3,3

Годы 1950, 1951 и 1954 характеризовались отсутствием осадков в период кладки яиц щелюговой златкой и развития личинок I возраста, а в 1952 и 1953 гг. в это время перепадали дожди.

Указанные особенности в развитии шелюговой златки на разных породах имеют для нас значение еще в связи с тем, что распределение запаса этого вредителя по древесным породам в отдельные годы непостоянно, что объясняется различными погодными условиями в дни и часы лёта (Березина, 1953; Старк, 1953, 1954). Кроме того, вылет златок с шелюги и серой ивы идет не одновременно — на шелюге лёт более растянут; последнее усугубляется и тем, что диапаузирующие личинки окукливаются позже и дают жуков в конце лётного периода. Все это растягивает сроки дополнительного питания и яйцекладки и затрудняет правильный выбор сроков для химической обработки.

Кроме шелюговой златки, диапауза была нами обнаружена у зеленой узкотелой златки (A. viridis L.), двухточечной дубовой златки (A. biguttatus F.) и у липовой златки (A. auricollis Kiesw). Методом подсушивания процент личинок, впадающих в диапаузу, удалось увеличить только у зеленой златки. У A. roberti Chevr., не имеющей диапаузирующих личинок, удалось вызвать этим методом резкую задержку в росте, но без впадения в диапаузу. Сильное отставание в развитии у двухточечной дубовой златки отмечено в случаях быстрого усыхания дубовых пней, на которых (а также на их корнях) обычно развивается этот вид. При поселении двухточечной златки на медленно усыхающих дубах задержки в развитии не было. Иногда задержка в развитии указанных выше видов бывает столь значительной, что создается впечатление вторичного лёта и даже появления второго поколения. Это, повидимому, имеет место в более засушливые годы, особенно, если засуха бывает в период выхода личинок из яиц.

Диапауза у шелюговой златки — явление постоянное, и меняться по годам может только процентное соотношение диапаузирующих и недиапаузирующих личинок. В этом нас убеждает нахождение на диапаузирующих личинках паразитического хальцида Polymoria cavifrons Nik., который в массе выведен в 1950—1953 гг. только из диапаузирующих личинок с шелюги. Повидимому, имеет место приспособленность этого хальцида к развитию только на диапаузирующих личинках — явление интересное и требующее дальнейшего изучения.

Кроме узкотелых златок, диапауза и особенно задержка в развитии без признаков ясно выраженной диапаузы были отмечены нами и у ряда других групп скрытностволовых вредителей. Наиболее полный материал получен по черному рогохвосту (Tremex magus F.). Этот вид развивается в Савальском лесхозе на березе, ольхе, дубе и черемухе. Однако сроки развития черного рогохвоста на всех перечисленных породах различны (табл. 6).

Привлекает внимание одна интересная особенность. Два первых года — 1950—1951 — были более засушливыми, чем 1952 и 1953 гг. Сроки вылета взрослых особей более сжаты в 1950 и 1951 гг. Так, если вылет из березы в 1950 г. закончился в течение 10 дней, то в 1953 г. он продолжался 54 дня. Та же закономерность наблюдается и для других пород.

Сдвинулись и сроки начала и конца периода вылета рогохвоста из мест размножения. Эти сроки наименее сильно удлинились для ольхи (с 20 дней в 1950 г. до 32 дней в 1954 г.) и наиболее сильно — для березы, где дружный вылет в течение 10 дней в 1950 г. сменился сильно растянутым лётом — в течение 54 дней — в 1953 г. Создалась как будто бы картина, обратная той, которая наблюдалась нами у шелюговой златки. Большее увлажнение здесь как бы замедляло развитие. Черный рогохвост развивается на средневозрастных и старых деревьях (не менее 20—25 лет), а поэтому развитие его идет несколько иначе. Однако сильное подсуши-

Таблица 6

Сроки вылета черного рогохвоста из разных древесных пород в период 1950—1953 гг.

Год учета	Черемуха	Береза	Дуб	Ольха
1950 . . .	15—27.V / 13*	29.V—7.VI / 10	Учетов не было	5—25.VI / 20
1951 . . .	17—30.V / 14	4—15.VI / 12	1—17.VI / 17	8—29.VI / 22
1952 . . .	20.V—25.VI / 36	7.VI—18.VII / 42	12.VI—26.VII / 38	20.VI—27.VII / 38
1953 . . .	27.V—3.VII / 38	11.VI—3.VIII / 54	10.VI—27.VII / 41	29.VI—30.VII / 32

* В знаменателе показана продолжительность вылета рогохвостов из мест развития (в днях).

вание все же резко затормаживает выход взрослой фазы и у этого вида. Убеждает в этом результат эксперимента, проведенного нами в 1952 и 1953 гг.

Для проверки сроков вылета были срублены три березы и три ольхи, сильно зараженные черным рогохвостом; эти деревья были распилены на куски по 3 м длиною и помещены в инсектарий. При этом часть их была вкопана в землю на 0,5 м, и почва около них периодически сильно увлажнялась в течение всего периода опыта; часть была также вкопана в землю, но последняя не увлажнялась, а часть обрубков была подвешена в вертикальном положении. Анализ, проведенный через 2 месяца, показал, что в первых обрубках влажность древесины увеличилась на 3,5%, во вторых влажность снизилась на 15,6%, а в третьих — снизилась на 58,7%.

В течение этого периода из всех трех групп обрубков выходили рогохвосты и их паразиты; по окончании опыта обрубки были расколоты, и подсчитано количество оставшихся личинок, куколок и не вышедших взрослых рогохвостов. Результаты учетов сведены в табл. 7.

Таблица 7

Результаты выхода рогохвостов из обрубков деревьев

Виды и фазы развития		Число собранных особей из обрубков: закопанных в землю и увлажняемых	закопанных в землю но не увлажняемых	из подсушенных
Взрослые рогохвосты, вышедшие из обрубков	самцы	84	266	21
	самки	98	262	59
Взрослые рогохвосты, вынутые из древесины	самцы	82	47	114
	самки	152	69	87
Куколки, вынутые из древесины	самцы	49	6	76
	самки	91	2	80
Погибшие куколки	самцы	12	3	83
	самки	6	2	41
Живые личинки, вынутые из древесины		69	16	144
Вышедшие паразиты Ybalia leucospoides		49	38	2
„ „ Rhyssa superba		25	72	1

Из табл. 7 видно, что наибольшая гибель и наибольшая задержка в развитии наблюдались в варианте с подсушенными обрубками. Паразиты из этих обрубков почти не выходили. Наибольшее число взрослых особей было получено в варианте с прикопкой без увлажнения. В первом варианте (прикопка с увлажнением) большое число особей закончило развитие, но не вышло из древесины. Соотношение полов по всем трем вариантам дало следующую картину, представленную в табл. 8.

Таблица 8

Соотношение полов черного рогохвоста в трех вариантах опыта

Пол	1-й вариант	2-й вариант	3-й вариант
	Число особей		
Самцы	227	322	294
Самки	347	335	267

В первом варианте преобладали самки, а в третьем — самцы. Во втором варианте было небольшое преобладание самок. Поскольку часть особей осталась в фазе личинки и пол нельзя было определить, в дальнейшем возможно некоторое изменение соотношения полов, но общая тенденция — увеличение количества самок при увлажнении и уменьшение их при подсушке — должна сохраниться.

Чтобы выяснить влияние подсушивания на другие виды скрытностволовых вредителей, мы провели следующий опыт. Куски деревьев длиной в 3 м, выпиленные из зараженных стволов тополя, березы и сосны, были помещены в инсектарий в условия, аналогичные опытам с черным рогохвостом. В момент рубки деревья были заражены личинками первых возрастов следующих вредителей: береза — Scolytus ratzeburgi Ians., Xyleborus dispar F., Xylotrechus rusticus L., Acanthoderes clavipes Schr.; тополь — Poecilonota variolosa Payk., Xylotrechus rusticus L., Saperda perforata Pall.; сосна — Ips sexdentatus Boern., Orthotomicus suturalis Gyll., Acanthocinus aedilis L., Callidium violaceum L.

Мы собирали всех выходящих особей, а через 2 месяца подсчитали оставшиеся в обрубках, не вышедшие и погибшие экземпляры. Анализ показал, что все перечисленные выше виды реагировали на подсушивание более или менее сильным замедлением роста и только один Callidium violaceum развивался нормально. Наиболее сильная реакция наблюдалась у Scolytus ratzeburgi, Xyleborus dispar и Xylotrechus rusticus, запас личинок которых погиб у Scolytus ratzeburgi на 79%, у Xyleborus dispar на 100% и Xylotrechus rusticus на 57,4%. Ips sexdentatus дал небольшой отпад личинок (5,5%), но вся основная масса сильно отстала в росте.

Все это говорит о том, что степень влагоснабжения дерева имеет очень большое значение в развитии скрытностволовых обитателей деревьев, не только влияя на скорость развития, но и обусловливая более глубокие изменения в организме развивающихся особей. Отражением этого является изменение численности по годам, а следовательно, и изменение числа поврежденных деревьев и интенсивности их заселения. Последнее, конечно, корректируется состоянием самого древостоя.

Несомненным является, однако, и то, что влияние самой породы как пищевой базы насекомого имеет не меньшее значение. В дополнение и подтверждение тех материалов, о которых мы говорили ранее (Старк, 1953), в настоящее время мы можем привести результаты специально поставленного эксперимента с усачом Mesosa myops Dalm.

Этот вид довольно многояден. В условиях Савальского лесхоза он повреждает дуб, ольху, козью иву, березу, тополь и осину. Однако развитие его на разных породах идет неодинаково. Последнее хорошо видно из табл. 9, в которой приведены результаты опыта, заложенного в смешанном насаждении примерно в одинаковых условиях роста всех перечисленных пород — только ольха была взята из соседнего, более увлажненного участка.

Таблица 9

Развитие усача Mesosa myops Dalm. на разных породах деревьев

Показатели условий развития усача	Породы деревьев, бывшие в опыте в 1952—1953 гг.					
	дуб	ольха	козья ива	береза	тополь	осина
Величина взрослого жука в мм	8,5—15* / 12,3	14—16 / 15,7	7—10 / 9,7	9—15 / 12,8	13,5—15,5 / 14,9	10—15 / 11,9
Плодовитость (среднее количество яиц)	28,1	7	12,2	29,4	39,6	23,4
Скорость выхода из яиц в днях	6,2	3,1	10,6	5,4	4,7	7,2
Увеличение веса личинки через 2 месяца после выхода из яиц в % к первоначальному весу	141	423	71	179	375	79
Наличие у личинок «диапаузы»	Есть	Нет	Есть	Есть	Нет	Есть
Продолжительность развития куколочной фазы в днях	17,2	12,4	42,3	15,7	10,7	37,2
Продолжительность выхода из куколки в днях	37	4	69	30	6	60

* В числителе даны крайние отклонения в величине, в знаменателе — средняя величина жуков, выведенных из данной породы.

Из материалов табл. 9 можно сделать следующие выводы. 1. Хотя вид M. myops Dalm. и многояден, но развитие его на разных породах идет неодинаково. 2. Наибольшей величиной (вес для характеристики взрослой фазы не является хорошим и надежным показателем и после проверки его был отброшен) характеризовались жуки с ольхи, на втором месте были жуки с тополя. На этих же породах наблюдались и наименьшие отклонения в величине особей. Наименьшая средняя величина была у особей с козьей ивы. Дуб, береза и осина занимали среднее положение. 3. По плодовитости особей жука ольха оказалась на последнем месте, даже ниже козьей ивы; на первое место вышел тополь; дуб, береза и осина занимали среднее положение. 4. По скорости выхода личинок из яиц на первом месте оказались жуки с ольхи — весь выход закончился в 3,1 дня. Жуки с козьей ивы и по этому показателю оказались на последнем месте. 5. Рост личинок резко выделялся на ольхе, на втором месте был тополь; дуб и береза дали сходные результаты; сильно отставал рост на козьей иве и осине. 6. Интересным является наличие «диапаузы» при развитии на дубе, козьей иве, березе, осине и отсутствие ее на ольхе и тополе. «Диапаузу» мы ставим в кавычки потому, что выражена она была нерезко — это скорее была сильная задержка в росте. 7. Интересной являлась задержка в развитии куколок на козьей иве и осине и ускоренное развитие их на ольхе и тополе. 8. Скорость выхода из куколки резко разнилась на разных породах. Если на ольхе весь выход жуков окончился в 4 дня, а на тополе в 6 дней, то на козьей иве и осине он проходил соответственно в 69 и 60 дней. Дуб и береза и здесь занимали промежуточное положение.

Можно предполагать, что ольха и тополь являются породами, более благоприятными для развития этого усача, а осина и особенно козья ива действуют угнетающе. Береза и дуб занимают промежуточное положение. Это наглядно видно из табл. 10, где породы поставлены по степени их благоприятности для разных моментов биологии жука.

Таблица 10

Влияние древесной породы на развитие усача Mesosa myops Dalm.

Величина жука	Плодовитость	Скорость выхода из яиц	Прирост личинки	Скорость развития куколки	Продолжительность выхода из куколки
Ольха	Тополь	Ольха	Ольха	Тополь	Ольха
Тополь	Береза	Тополь	Тополь	Ольха	Тополь
Береза	Дуб	Береза	Береза	Береза	Береза
Дуб	Осина	Дуб	Дуб	Дуб	Дуб
Осина	Козья ива	Осина	Осина	Осина	Осина
Козья ива	Ольха	Козья ива	Козья ива	Козья ива	Козья ива

Для более полного понимания влияния отдельных пород деревьев на развитие M. myops Dalm. яйца этого усача дубовой популяции переносились нами на ольху, ольховой — на дуб, с козьей ивы — на ольху и с ольхи — на козью иву. Для осуществления этого жуков, вышедших в инсектарии из той или иной породы, мы содержали изолированно и кормили породой, из которой они вышли. По окончании дополнительного питания зрелых жуков помещали под сетчатые колпачки в лесу на породы, на которых должно было проходить их дальнейшее развитие. После откладки яиц мы снимали колпачки, и на следующий год весной зараженные деревья спиливали и помещали в инсектарий для анализа. Результаты этих анализов приведены в табл. 11, из которой видно, что перенос яиц на иную породу дерева резко отразился на развитии личинок.

Таблица 11

Влияние переноса на иные породы дерева яиц усача Mesosa myops Dalm. на его последующее развитие

Показатели развития	Варианты переноса яиц			
	с дуба на ольху	с ольхи на дуб	с козьей ивы на ольху	с ольхи на козью иву
Величина взрослого жука в мм	14—15* / 14,9	8—15,5 / 10,2	14,5—15,3 / 14,9	8,5—13,1 / 8,8
Плодовитость (среднее количество яиц)	36,2	39,9	35,8	74,4
Продолжительность развития куколки в днях	14,1	23,3	14,8	59,9
Продолжительность периода отрождения в днях	6	43	10	82
Процент отпада	28,2	47	24,9	76,8

* В числителе показаны крайние отклонения, в знаменателе — средние величины по данному варианту.

При сравнении показателей из табл. 11 с таковыми же табл. 9 мы видим, что: 1) величина жука при переносе яиц с дуба на ольху увеличилась по сравнению с величиной дубовой популяции, но не достигла ве-

личины ольховой популяции; при переносе с ольхи на дуб популяция жуков была более мелкой, чем при развитии на дубе и ольхе; та же закономерность наблюдается и в вариантах с козьей ивой; 2) плодовитость во всех случаях переноса резко увеличилась, особенно при переносе с ольхи (наиболее благоприятной породы) на козью иву (наименее благоприятную породу); 3) при переносе яиц на ольху резко сократился период развития в фазе куколки и уменьшился период отрождения; особенно дружный вылет дал вариант «с дуба на ольху»; 4) смертность в процессе развития резко сократилась при переносе яиц на ольху; повидимому, последняя порода является в условиях Савальского лесхоза наиболее благоприятной для развития этого усача.

Плодовитость сама по себе не есть показатель благополучия вида — скорее она есть реакция на смену условий, особенно в неблагоприятную сторону. Бо́льшая плодовитость при смене условий питания может дать увеличение потомства только в том случае, если потомство в следующем поколении попадает в условия развития, более благоприятные, чем предыдущие.

В связи со всем вышесказанным становится понятным и значение перераспределения основного запаса особей в насаждении по породам и в зависимости от условий роста деревьев. Указанное перераспределение, как это отмечалось ранее, обусловливается погодными условиями в часы и дни перелетов взрослой фазы в период яйцекладки и дополнительного питания и может дать резко разнящиеся группировки. В качестве обоснования этого позволю себе привести результаты учетов по некоторым из исследованных нами видов.

Таблица 12

Распределение по породам деревьев черного рогохвоста Tremex magus F.

Год учета	Колич. поврежденных стволов в % от общего числа поврежденных деревьев			
	береза	ольха	дуб	черемуха
1950	94,4	5,0	0,4	0,2
1951	93,2	6,1	0,5	0,2
1952	89,3	8,7	1,7	0,3
1953	62,1	30,8	2,1	5,0
1954	19,7	72,6	0,4	7,3

Из табл. 12 видно, что основное количество черного рогохвоста Tremex magus F. в течение 3 лет было связано с березой, однако в 1953 г. 30,8% рогохвостов перелетело на ольху, несколько увеличился процент

Таблица 13

Распределение по породам деревьев усача Mesosa myops Dalm.

Год учета	Колич. поврежденных стволов в % от общего числа поврежденных деревьев					
	ольха	тополь	береза	дуб	осина	козья ива
1950	9,4	10,2	32,9	46,3	1,2	Учетов не было
1951	6,0	10,1	34,3	49,2	Учетов не было	0,4
1952	19,4	22,6	29,2	27,1	0,6	1,1
1953	41,6	28,5	12,3	17,1	0,3	0,2
1954	59,2	31,8	3,2	3,8	1,2	0,8

на дубе и черемухе. В 1954 г. продолжалась концентрация рогохвоста на ольхе и отчасти на черемухе. Подобное же перемещение мы видим и у усача Mesosa myops Dalm. (табл. 13).

Из материалов табл. 13 видно, что на осине и козьей иве — деревьях, явно угнетающе действующих на описываемого усача,— количество его ничтожно и не может оказать серьезного влияния на динамику численности усача в насаждении. Но намечающаяся тенденция к перемещению с дуба и березы на ольху и отчасти тополь чревата неприятными последствиями. Если мы примем во внимание то, о чем говорили при обсуждении материалов табл. 9, 10 и 11, для нас станет ясным, что переключение усача Mesosa myops Dalm. на ольху должно в дальнейшем повысить угрозу для насаждения в целом.

Выводы

1. Как порода дерева, так и условия влагоснабжения его оказывают большое влияние на скорость развития и жизнеспособность скрытностволовых вредителей.

2. В смешанных насаждениях или в однородных при наличии разных условий роста основная масса древоядных насекомых перемещается по годам на разные породы деревьев разного состояния. Это зависит от погоды в часы лёта, что было доказано В. М. Березиной для майского хруща и подтверждено нашими материалами по скрытностволовым вредителям. Поведение популяции не меняется при развитии в течение даже двух поколений на одной и той же породе дерева, и выбор кормовой породы зависит от условий погоды в часы лёта и от размещения кормовых деревьев в насаждении. Возможна откладка яиц и на породы, действующие на насекомых отрицательно.

3. Эти перемещения и последующее вынужденное развитие в тех или иных лесорастительных условиях обусловливают изменения численности популяции и определяют ее жизнеспособность.

4. В случае развития на одной породе, на деревьях, находящихся приблизительно в одинаковом состоянии, сроки развития у всех особей резко не разнятся, вылет дружный. Погодные условия в период вылета взрослого насекомого могут в этом случае ускорить или задержать вылет всей массы, но не могут сильно растянуть сроков вылета. При развитии же вида на разных породах или на деревьях одной породы, но разного состояния сроки вылета с мест размножения могут сильно растянуться.

5. Без знания этих закономерностей невозможен точный прогноз влияния того или иного вида вредителей или их комплекса на рост и судьбу насаждений. Затруднена и рекомендация сроков истребительных мероприятий.

6. Основной задачей ближайшего времени является выяснение условий и характера перемещений масс насекомых в насаждении и определение сроков их развития в разных лесорастительных условиях. При этом многие из показателей, по которым определялось состояние особи, ее жизнеспособность, в частности плодовитость, должны быть пересмотрены. Повышение последней мы считаем не результатом благоприятных условий, а реакцией организма на отрицательное влияние среды.

В заключение даем описание нового вида узкотелой златки с крушины.

Agrilus schevyrevi Stark, sp. n.

Некрупный вид; длина тела 3,8—5,9 мм, одноцветный медно-бронзовый, со слабым блеском. Лоб самца зеленый, реже бронзово-зеленый, хорошо отграниченный от темени, почти плоский, блестящий, в густых, хорошо заметных точках, которые в нижней части лба становятся более мелкими, образуя здесь мелкий морщинистый рисунок. У самки лоб

бронзовый, более выпуклый, с более грубой, чем у самца, скульптурой в верхней части лба, неясно отграниченный от теменной части. Темя у обоих полов в очень нежных точках, образующих мелкие продольные морщинки. Лоб у обоих полов расширяется к теменной части головы. Усики гребенчатого типа, более резко выраженного у самца. Переднеспинка сужена к основанию, ширина которого меньше длины переднеспинки в ее срединной части. Нижний боковой (подкраевой) киль сливается с верхним (краевым) килем почти у самого заднего угла переднеспинки. Поверхность последней в мелких блестящих поперечных морщинках и очень мелких блестящих точках, расположенных по дну морщинок. Промежутки между морщинками в мелких поперечных штрихах, в связи с чем эти промежутки кажутся матовыми. Переднеспинка с широкими, хорошо заметными вдавлениями впереди и у основания, разделенными поперечным возвышением. У задних углов переднеспинки короткие изогнутые и нерезкие кили.

Надкрылья слабо сужены к вершине, покрыты очень мелкими и плохо заметными, редко, но равномерно расположенными прилегающими чешуйками, рыжеватыми, слабо блестящими. Морщинистая скульптура надкрылий хорошо заметна только в их основной половине в широких поперечных вдавлениях и около них у основания надкрылий; в остальной части она очень нежная и плохо заметная. Вершины надкрылий угловато закруглены и слабо зазубрены. Брюшко равномерно покрыто негустыми серовато-белыми блестящими прилегающими волосками.

Описываемый вид ближе всего стоит к развивающемуся на пижме A. roscidus Ksw., отличаясь от последнего менее резко очерченными килями у задних углов переднеспинки, цветом чешуек на надкрыльях (у описываемого вида они рыжеватые, а у A. roscidus Ksw. серебристо-белые), более узким и стройным телом с более заостренными угловато закругленными концами надкрылий; у A. roscidus Ksw. последние закруглены равномерно.

Личинка обычной для рода Agrilus формы, 16—17 мм длиной, желтовато-белого цвета с коричневым хвостовым отростком последнего сегмента брюшка. X сегмент брюшка с ясными хвостовыми отростками в виде щипчиков, на внутренней стороне которых с каждой стороны по два тупых зубца; вершинная часть щипчиков не короче средней ее части.

X сегмент брюшка не хитинизирован. Средние сегменты брюшка поперечные, явно короче своей ширины. Брюшко без ясных точек во вдавлениях.

Переднеспинка и переднегрудь с одной продольной простой, не расширенной впереди и не раздвоенной назади бороздкой. Опорные площадки длинные, вытянутые, ясно заметные, довольно крупные, но с параллельными краями. Средне- и заднегрудь снизу одноцветные, без темных пятнышек.

Система ходов слабо отпечатывается на древесине. Ход личинки сначала идет под самой поверхностью коры, потом постепенно проникает в толщу коры и только на конце углубляется в древесину. Куколочная колыбелька полностью находится в древесине. Ходы личинок ступенчато-продольные, с частичным поперечным пересечением побега. Ходы разных личинок пересекают друг друга, что сильно запутывает всю систему ходов, однако они не образуют клубка, что свойственно, например, A. viridis L. Ходы личинок начинаются от всяких повреждений на коре, от мест прикрепления старых сучьев. A. schevyrevi Stark яйца откладывает по одному и не прикрывает колпачками. Ходы личинок рыхло забиты очень мелкой буровой мукой; последняя сначала темнобурая, по мере углубления в кору — желтобурая, желтая и в конце хода — светлопалевая, почти белая.

Развитие личинки заканчивается в течение года. Вылет жуков в 1954 г. проходил с 18 по 26 июня. Паразиты (хальциды) начали выходить с 28 мая.

Четыре самца и 17 самок этой златки выведены с 18 по 26 июня 1954 г. из усыхающих стволиков крушины, взятых с лесосеки среди соснового леса Савальской лесной дачи, Балашовской области, Терновского района. Там же обнаружено много старых повреждений крушины с выходными отверстиями жуков этого вида.

Вид назван именем известного лесного энтомолога И. Я. Шевырева, отметившего еще в конце прошлого столетия большое значение узкотелых златок для степных лесов.

Литература

Аничкова П. Г., 1952. Желудевый долгоносик и меры борьбы с ним, Сб. тр. ВИЗР, вып. 4.— 1952а. Меры борьбы с желудевым долгоносиком, как средство сохранения урожая желудей, Докл. ВАСХНИЛ, вып. 7.— 1953. Биологическое обоснование, разработка и проверка защитных мероприятий против желудевого долгоносика и вредителей семян березы в полезащитных насаждениях Воронежской области, ВИЗР, Л.

Берденникова С. П., 1954. Пятилетний опыт химической борьбы с короедами в лесопарке, Тр. Гл. ботан. сада АН СССР, IV.

Березина В. М., 1953. Закономерности размещения восточного майского хруща в лесостепной зоне, Энтомол. обозр., т. XXXIII.— 1954. Условия, способствующие и препятствующие образованию очагов восточного майского хруща (Melolontha hippocastani F.) в лесостепной зоне, Тр. ВИЗР, вып. 6.— 1954а. Борьба с майским хрущом (Melolontha hippocastani F.) в период дополнительного питания, там же.

Равкин С. И., 1941. Борьба с большим сосновым лубоедом химическим методом, Н.-метод. зап. Управления гос. заповедниками, вып. 8.

Рихтер А. А., 1944. Обзор златок Европейской части СССР, Зоол. сборник, III, изд. АН Армянск. ССР.

Старк В. Н., 1926. Влияние жука-карапузика Platysoma oblongum F. на развитие на сосновых пнях Blastophagus piniperda L., Защита раст., № 4—5.— 1946. Причины заниженной эффективности при работе с трихограммой, Докл. ВАСХНИЛ, вып. 5—6.— 1948. Поведение хищных насекомых как обоснование к применению их для борьбы с вредителями сельского хозяйства, Сб. тр. ВИЗР, № 1.— 1953. Влияние смены кормового растения на образование очагов скрытностволовых вредителей в условиях полезащитных насаждений, Энтомол. обозр., т. XXXIII.— 1954. Влияние сплошных химических обработок на динамику фауны лесных насаждений, Зоол. журн., т. XXXIII, вып. 6.— 1954а. Причины, определяющие перемещение некоторых видов скрытностволовых вредителей в лесонасаждениях, Тр. ВИЗР, т. 6.— 1954б. Возможность химической борьбы с группой скрытностволовых вредителей деревьев и кустарников лесостепной зоны, там же.

Якобсон Г. Г., 1913. Жуки России и Западной Европы.

Wachtl T. A., 1888. Beitrag zur Kenntnis der ersten Stände und der Lebensweise der Agrilus auricollis Kiesw., Wien. Entomol. Ztg., VII, Hft. 9.

ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

ТОМ XXXIV 1955 ВЫП. 4

ПРОИСХОЖДЕНИЕ (СТАНОВЛЕНИЕ) ЭНТОМОФАУНЫ ТАЙГИ

Д. Н. ФЛОРОВ

Иркутский государственный университет

Вопрос о происхождении энтомофауны тайги совершенно не разработан. Нет обобщающих работ и о происхождении энтомофауны других зон (например степей, пустыни). Единственным трудом, посвященным этому вопросу, является работа Н. Я. Кузнецова (1938) об арктической фауне Евразии и ее происхождении.

В известной работе М. А. Мензбира (1934), а также в работах других исследователей, освещающих послеледниковое формирование фауны Палеарктики (А. Тугаринов, В. Станчинский, П. Серебровский, В. Троянов и Г. Мирчинк и др.) или современное распространение здесь животных (В. Г. Гептнер, Л. С. Берг, П. Сушкин и др.), этот вопрос не затрагивается.

Какие же взгляды или обобщающие выводы имеются относительно происхождения (становления) тайги как крупной растительной формации? Для понимания этого вопроса необходимо сделать некоторые пояснения.

В настоящее время признается, что хвойные деревья наиболее характерны для тайги как зоны; все прочие деревья, произрастающие в этой зоне, нетипичны для тайги и существенной роли в ее образовании и происхождении не играют и не играли [1].

Становление тайги на занятой ею сейчас территории относится к послеледниковому периоду современной геологической эпохи. До этого времени в течение большей части третичного периода (с эоцена по миоцен, во всяком случае) в умеренных широтах северного полушария были распространены другие зональные типы растительности из относительно более теплолюбивых, пестрых по флористическому составу и, очевидно, более сложных по ценотическому строю смешанных лесов. В этот период тайга не существовала вообще (Толмачев, 1943).

В ледниковый период общее похолодание вызвало, с одной стороны, отступление широколиственных лесов ближе к экватору, а с другой,— их частичное исчезновение. Становление тайги и ее энтомофауны произошло на огромных пространствах севера Голарктики в послеледниковый период.

Изучение процесса замещения исчезнувших зон широколиственных лесов доледниковой эпохи современной тайгой после оледенения привело к возникновению двух гипотез.

В первой из них процесс замещения смешанных третичных лесов тайгой рассматривается, поскольку речь идет об умеренном поясе, как процесс вытеснения древнейшего типа растительности более молодым, надвигающимся с севера. Следовательно, в смене третичных смешанных лесов тайгой усматривается частичное проявление так называемого смещения растительных (и ландшафтных) зон: по мере изменения климатов в сторону общего похолодания растительные зоны смещаются в экваториальном направлении, и растительность, характеризующая определенную зону, занимает при этом пространства, ранее служившие местом для другого (более теплолюбивого) зонального типа растительности.

---

[1] Тайгу можно разбить на два округа: I — Берингийский с 1) Охотским участком и II — Русско-Сибирский с участками 2) Восточно-Сибирским, 3) Западно-Сибирским и 4) Русским. Из лиственниц для первого и второго участков характерна Larix dahurica, для третьего — L. sibirica, а в четвертом как реликт сохраняется L. polonica. Из елей для первого участка характерна Picea jozoënsis (P. ajanensis) — особая секция omorica, для второго и третьего — P. obovata, для четвертого — P. excelsa. Из пихт — для первого участка — Abies sachalinensis, A. gracilis, A. nephrolepis, для второго и третьего — A. sibirica, для четвертого — A. alba. Охотский участок, относящийся к Таежно-Берингийскому округу, резко отличается от трех остальных участков, как видно на этих примерах.

Таким образом, тайга в качестве растительного ландшафта зонального типа рассматривается как образование аллохтонное по отношению к современной таежной зоне. Тем самым процесс становления тайги в качестве зонального типа растительности трактуется как одно, более раннее явление, процесс же занятия ею современной географической области — как другое, более позднее.

Вторая гипотеза, впервые высказанная акад. С. И. Коржинским и развитая в «рабочей типотезе» А. И. Толмачева (1943), предполагает, что фитоценозы таежного типа существовали уже в третичное время в горах, когда остальные пространства современной таежной зоны были покрыты смешанными третичными хвойно-широколиственными лесами. Под влиянием общего охлаждения во второй половине третичного времени хвойно-широколиственные леса начинают деградировать за счет постепенного вымирания наиболее теплолюбивых элементов. В то же время с гор так же постепенно спускаются таежные ценозы, которые к концу третичного периода, а может быть, даже к концу плейстоцена переходят на равнины и образуют распространенную от Северной Америки через Сибирь до Европы зональную темнохвойную тайгу.

Общие выводы из «рабочей гипотезы» А. И. Толмачева (1943) следующие: 1) тайга появилась на всем занятом ею пространстве как вполне сложившееся зональное явление внезапно (геологически); 2) тайга образовалась из таежных элементов темнохвойной тайги, существовавших в горах на севере Голарктики еще в третичный период; 3) тайга в качестве растительного ландшафта зонального типа растительности рассматривается как образование автохтонное по отношению к современной таежной зоне.

Защитники и противники первого и второго взглядов на происхождение тайги аргументируют свои предположения, основываясь исключительно на палеоботанических или современных флористических материалах, не привлекая для подтверждения своих положений фаунистических данных.

При изучении животных, живущих в хвойных лесах, выяснении их видового состава, образа жизни и экологии нельзя пройти мимо такого важного вопроса, как происхождение, точнее — становление, фауны в таежной зоне Голарктики.

Для выяснения этого вопроса нами изучены главным образом те группы и виды животных, которые являются типичными обитателями таежной зоны. Так как наиболее характерные породы, составляющие тайгу,— это хвойные деревья, мы считали необходимым в первую очередь изучить насекомых, живущих и размножающихся на этих деревьях. Эти насекомые являются наиболее типичными животными таежной зоны, а поэтому все статические и динамические явления, происходящие в данной зоне растительного ландшафта, в такой же степени являются обязательными как для хвойных деревьев, составляющих тайгу, так и для тех насекомых, которые живут на них.

Из таких насекомых наиболее важными являются короеды, некоторые усачи и другие им подобные насекомые. Это резко выраженные лесные виды, не живущие вне леса. Представление об их происхождении неотделимо от становления самой тайги, с которой они составляют одно неразрывное целое, по крайней мере, в течение послеледникового периода.

Нами изучена ипидиофауна Голарктики, виды Cerambycidae и другие насекомые. Исследованы виды насекомых, живущие в шишках, семенах, почках, на хвое, корнях, в древесине и коре деревьев. Выяснена морфология, произведено сравнение морфологических признаков одних и тех же видов, живущих в Восточной Сибири, в Западной Сибири, на Урале, в Европейской части СССР и в Западной Европе. Освещены (насколько позволили материалы) биология и экология этих насекомых, их географическое распространение и размещение, а также ценотические связи между насекомыми отдельных видов хвойных деревьев и отдельных лесных биоценозов.

Для решения вопроса о происхождении (становлении) энтомофауны привлечены также материалы по группам других животных, живущих в хвойном лесу.

В настоящем сообщении рассматриваются вопросы: 1. Как произошло становление тайги и ее энтомофауны. 2. Последовательность становления тайги и ее энтомофауны. 3. Какие виды хвойных пород деревьев составляли «первичную», древнюю тайгу. 4. Исторические судьбы энтомофауны тайги в Восточной Сибири.

1. Как произошло становление энтомофауны тайги

Изучение видового состава короедов, усачей и других насекомых, живущих на хвойных деревьях, показало, что их состав в таежной зоне однотипен. Например, виды короедов, распространенные на ели, в южных частях таежной зоны те же, что и в северных ее частях. Каких-либо специфических видов, присущих северным и южным частям тайги, не наблюдается.

Морфологическое сравнение видов насекомых, распространенных в тайге, показало, что виды короедов и ряда других насекомых в Восточной и Западной Сибири, на Урале и на севере Европейской части СССР в основном тождественны друг другу. Наблюдающиеся небольшие морфологические особенности не позволяют выделить пока ни одного подвида этих насекомых.

Образ жизни у большинства видов аналогичен, имеющиеся отклонения также не дают основания выделить какие-либо «биологические виды» (или даже просто «биологические формы»).

Это показывает, что короеды и другие насекомые тайги заселили занятую ими сейчас территорию в голоцене, т. е. геологически в относительно короткий срок. Если бы таежная энтомофауна образовалась на огромных пространствах Голарктики постепенно, то в северных участках тайги этой территории должны бы существовать если не самостоятельные виды, то, во всяком случае, хорошие подвиды, чего мы на самом деле не наблюдаем.

Фитопалеонтологическими данными установлено, что до определенного времени тайга в пределах области, ныне ею занимаемой, отсутствовала, а местная, горная, тайга, могла играть лишь подчиненную роль по отношению к смешанным, в основном широколиственным, лесам, которые являлись в третичный период ведущим типом растительности на всем умеренном Севере. В известное геологическое время таежный тип растительности с присущей ему энтомофауной возникает на всем громадном протяжении занимаемой тайгой области как уже сложившийся зональный ландшафт. Если признать, что возникновение однотипной энтомофауны произошло через слияние фаун отдельных участков горной тайги,разбросанных на всей громадной территории умеренного Севера и изолированных друг от друга до ледникового периода широкими пространствами, энтомофауна не должна быть однотипной. Однотипность и относительная бедность видами, распространенными при этом на всей территории, сейчас занятой тайгой, без подразделения на подвиды, показывает, что существующий теперь зональный тип сложился, во-первых, геологически в короткий срок, во-вторых, из элементов, которые едва ли были изолированы на данной территории еще до ледникового периода, и, в-третьих, что эти элементы пространственно должны были занимать в доледниковый период площадь, относительно ограниченную, но компактную и однотипную в фаунистическом и флористическом отношении.

В настоящее время на пространстве таежной зоны довольно значительную площадь занимают горнотаежные леса, в своем флористическом составе имеющие те же хвойные деревья, что и леса плоскогорий, долин и других более низких мест. Если бы был прав А. И. Толмачев (1943), утверждающий автохтонность горной тайги, то эти горнотаежные леса, конечно, резко отличались бы от таежных лесов, растущих на севере, а затем надвинувшихся оттуда и занявших в настоящее время огромное пространство северного полушария.

Если бы происхождение тайги также было неоднотипным, то в настоящее время здесь существовала бы не однотипная, присущая всей таежной зоне, энтомофауна, а фауна смешанная, состоящая из видов, живших ранее в горнотаежных лесах и лесах, надвинувшихся с севера. На самом же деле наблюдается однотипность видового состава насекомых горных лесов и лесов всей другой площади, занятой тайгой.

Хвойные деревья с присущими им видами короедов и других насекомых образуют леса не только на севере Азии, но также в Северной и частично Средней Европе. Эти хвойные леса на горах Европы образуют насаждения, по своему строению очень близкие горным лесам таежной ландшафтной зоны. Изучение видового состава насекомых, живущих на хвойных деревьях на всем этом громадном пространстве Северной Азии и частично Средней Европы, говорит о следующем: 1) энтомофауна хвойных лесов северной и средней области Европейской части СССР та же, что и в таежной зоне Северной Азии, за исключением нескольких видов, количественно едва ли превышающих 10% общей массы видов насекомых; 2) наоборот, видовой состав насекомых хвойных лесов Западной Европы отличается от такового таежной ландшафтной зоны.

Этим подтверждается представление ботаников и географов о появлении тайги в Европейской части СССР в последниковое время путем надвигания из северной зоны Азии.

Палеозоологические данные не указывают нам на какие-либо находки древних видов насекомых на арктическом Севере Азии, распространенных там в доледниковое время, хотя бы в поздние периоды третичной эпохи. Тем не менее палеоботаника определенно сообщает о растительности из хвойных деревьев, которые росли здесь, например, в позднем плиоцене. Есть основания говорить о существовании здесь хвойных лесов, пусть даже не таежного типа, и в доледниковое время; в связи с этим нет ничего невероятного в том, чтобы допустить смещение этих хвойных лесов (под влиянием похолодания и ледников) в более южные районы Голарктики и образование ими здесь, на вновь занятых местах, зонального типа тайги.

Приведенные выше данные позволяют сделать следующие выводы:

1. Энтомофауна тайги, по крайней мере ипидиофауна, не автохтонна, а аллохтонна по отношению к современной таежной энтомофауне.

2. Современная таежная энтомофауна образовалась из элементов, надвинувшихся сюда из северных частей Азии, а не из местной энтомофауны горной тайги.

2. Последовательность становления тайги и ее энтомофауны

Становление энтомофауны тайги представляется нам в такой последовательности.

Еще в третичную эпоху (во всяком случае, не позже миоцена) в северном полушарии имелись хвойные леса. В силу существующих тогда климатических условий они, как более холодовыносливые, чем широколиственные леса, занимали (по отношению к последним) наиболее северные части территории Голарктики. Существовавший тогда температурный режим создавал оптимальные условия для нормального роста и развития здесь хвойных лесов, но был слишком суровым для широколиственных. Занимая по площади относительно небольшую территорию на пространствах северного полушария (в Арктике), хвойные леса соприкасались с распространенными типами широколиственных лесов, причем непосредственное смыкание могло происходить лишь на определенных широтах и высотах над уровнем моря и, повидимому, главным образом около подошв гор.

Энтомофауна хвойных деревьев, составляющих эти хвойные леса, имела тогда то же территориальное и высотное положение, что и хвойные деревья, на которых эта энтомофауна развивалась и вне которых уже тогда существовать не могла. И, конечно, в зонах смыкания хвойных лесов с широколиственными происходило и смыкание энтомофауны хвойного и лиственного леса.

При изменении климата в ледниковое время наступило общее похолодание и на территории северного полушария Земли. Образовавшиеся на

севере огромные толщи льда (до 1,5—2 км) медленно покрывали землю. Это вызвало вымирание или отодвигание ближе к экватору широколиственных лесов. Ледники, надвигающиеся с севера, закрыли приустьевые участки рек и вообще ложа нижнего их течения, в результате чего сток воды прекратился. Огромные массы воды вышли из берегов и разлились. Слившись в дальнейшем вместе, они, вероятно, образовали на территории северного полушария крупные приледниковые плотинные озера, площадь и границы которых еще до сих пор с точностью не выяснены.

Положение хвойных лесов также изменялось. Будучи более холодоустойчивыми, эти леса погибли лишь частично; в основной же своей массе они отступили в экваториальном направлении. Таким образом, создалось положение, при котором место отступивших на юг или погибших широколиственных лесов заняли хвойные леса.

Есть основания для суждения о тех климатических условиях, в какие попали отступившие хвойные леса. Эти условия едва ли были более суровыми, чем те, в которых хвойные деревья нормально до того времени произрастали. То же самое, конечно, следует сказать и о фауне этих лесов.

Несомненно, часть растений, главным образом травянистых и кустарников, до оледенения составляющих почвенный покров хвойных лесов, с передвижением последних на юг должна была погибнуть, но другая часть сохранилась. Среди таких кустарников и травянистых растений — брусника, клюква, бадан и др. Реликты третичной эпохи имеются сейчас и в составе энтомофауны. Одним из примеров является Scolytus morawitzi Sem. Этот единственный из палеарктических видов заболонников живет на хвойном дереве — лиственнице и представляет, по нашему убеждению, реликт фауны третичных широколиственных лесов; он перешел на лиственницу и сейчас уже потерял связь с тем широколиственным деревом, на котором жил первоначально. Подобный пример представляет усач рода Xylotrechus — X. altaicus Gebl. — единственный вид, развивающийся на хвойном дереве (остальные виды этой группы усачей живут только на лиственных деревьях).

Поселение на хвойных деревьях видов насекомых, таких, как S. morawitzi и X. altaicus, типичных для лиственных пород,— не случайное явление. Оно произошло именно в силу определенных физико-географических условий, создавшихся на севере Голарктики начиная с миоцена.

В четвертичную эпоху наступило общее потепление; ледники, покрывавшие Землю, стали медленно уменьшаться, отступая постепенно в арктические зоны северного полушария. Запруженные до того времени реки вновь получили возможность стока, в результате чего моря-озера оказались вначале разбитыми на ряд отдельных водоемов, которые затем постепенно стали исчезать. Тогда-то отступившие с севера таежного типа хвойные леса начинают покрывать все бóльшую и бóльшую площадь, которая до оледенения была занята широколиственными породами. Там, где этот процесс распространения завершается, тайга выступает как уже господствующий тип растительности. Отсюда не только возможность, но и неизбежность внезапности появления ее как преобладающего зонального типа растительности на обширных пространствах.

Предположение о «внезапности» приобретает еще бóльшую достоверность, если считать возможным, что реки, получив сток, стали распространителями семян хвойных на берегах своих русел. Дренаж побережий рек и в связи с этим некоторое повышение температуры неширокой вначале полосы почвы вдоль течения создали благоприятные условия для возникновения лесов вдоль течения рек в виде длинных, но узких языков. Пространства вдали от рек стали заселяться тайгой позднее, чем берега рек. Дальнейшее потепление расширило прибрежные участки растительных ландшафтов, которые в конце концов слились в огромную площадь современных таежных лесов северного полушария.

Одновременность развертывания тайги на значительной площади должна проявляться особенно в Восточной Сибири, где горные пространства очень велики и фактически являются господствующими. Именно здесь еще в период оледенения наиболее активно происходило заселение хвойными деревьями долин и нижних горизонтов гор, которые были до того времени заняты зональными типами широколиственных лесов.

Эти «порядок» и «очередность» процессов становления тайги как господствующего типа растительности, конечно, в равной степени относятся к хвойным деревьям и к их обязательным спутникам — насекомым, и в первую очередь короедам.

3. Виды хвойных деревьев, составлявшие «первичную», древнюю тайгу

Последним вопросом, который, несомненно, не менее важен, чем пути становления таежной энтомофауны, является выяснение того, какие виды хвойных деревьев составляли эту «первичную», древнюю тайгу и в каком порядке шло заселение ими северных районов Голарктики.

Мы исходим из того, что современная тайга образовалась в основном из видов деревьев, существовавших в северном полушарии еще в доледниковое время; несомненными компонентами этих лесов были ель (ряд близко родственных видов — Picea excelsa, P. obovata, P. ajanensis), пихта (два вида — Abietis alba и A. sibirica), кедр (Pinus sibirica, P. pumila), лиственница (три вида — Larix europea, L. sibirica, L. dahurica); что же касается сосны (Pinus silvestris), то, по нашему предположению, она не играла роли в образовании тайги, и ее присутствие в этой растительной зоне — явление вторичное.

В качестве доказательства образования флоры таежной зоны именно видами ели, пихты, кедра и лиственницы могут служить факты их давних биосвязей. В целях решения поставленного вопроса мы изучали эти «энтомосвязи» путем сопоставления видового состава короедов, живущих на хвойных деревьях, и просмотрели некоторые другие виды насекомых, живущих в тайге.

Хотя современный видовой состав насекомых, живущих на хвойных деревьях, не может служить основанием для окончательного утверждения тех взаимосвязей, которые ранее имели между собой хвойные деревья, следует признать, что и насекомые современной таежной зоны переживали с ней те же этапы происхождения и становления, что и сам зональный тип таежной растительности.

Всех короедов, живущих сейчас в хвойных насаждениях, можно подразделить на следующие группы: 1) короеды, живущие на территории Голарктики на всех хвойных деревьях (мы их условно будем называть «полифагами хвойных»); 2) короеды, живущие только на одной хвойной породе (условно «монофаги хвойных»); 3) короеды, заселяющие хвойное дерево только в случае совместного произрастания его с другой породой на данной территории (тип леса!), условно называемые «случайными короедами».

Если рассмотреть короедов, встречающихся на всех хвойных породах, то оказывается, что сосну с кедром, пихтой, лиственницей и елью связывают только виды — «полифаги хвойных». Ель, пихту, кедр связывают не только «полифаги», но еще и виды, присущие только этим трем видам хвойных. То же самое следует сказать и про лиственницу.

Из встречающихся на сосне в Восточной Сибири 30 видов короедов присущи только сосне (без случайных) 16 видов; из 28 видов, встречающихся на ели, лишь семь видов ограничены елью; кедр из 17 видов не имеет ни одного, исключительно своего, пихта из 12 — только один вид, лиственница из 13— только два вида (причем оба вида найдены на кедре в кедрово-лиственничных лесах).

Таким образом, энтомосвязи ели, пихты, кедра и лиственницы значительно более тесные, чем этих пород с сосной, и если исключить «полифагов», то, например, лиственница, а также кедр не имеют с сосной общих видов короедов; очень слабые связи с этой породой наблюдаются также у пихты и ели.

Более 70% видового состава ипидиофауны сосны, растущей в Сибири, не распространяется на другие хвойные деревья.

При сравнении ипидиофауны обыкновенной сосны (Pinus silvestris) и форм сосны, распространенных в Европейской части СССР, в Западной Европе (P. silvestris) и на Кавказе (P. hamata и др.), особой разницы в составе фауны короедов не наблюдается; в этом отношении эти формы сосны несравненно ближе друг к другу, чем сосна, растущая в Сибири, и распространенные там виды других хвойных.

Необходимо отметить, что виды короедов, не «полифагов» ели, пихты, кедра и лиственницы, встречаются на сосне только как «случайные» в смешанных насаждениях; в чистых сосняках их нет, или они очень редки. То же самое следует сказать и про не «полифагов» сосны в отношении этих темнохвойных пород и лиственницы.

Кроме короедов, для установления взаимоотношений энтомофауны отдельных видов хвойных нами также проанализирован видовой состав насекомых, живущих на молодняках, в семенах, шишках, корнях и т. д.; здесь наблюдаются взаимоотношения, вполне аналогичные таковым короедной фауны.

Наиболее поразительную картину дают тли. Эти насекомые, живущие на хвойных, принадлежат преимущественно к группе мигрирующих тлей, т. е. таких, которые развиваются на двух видах растений. Исчезновение одного из растений влечет за собой неполное развитие насекомого — получаются так называемые анолоциклические поколения. Ряд видов таких тлей найден и в северном полушарии. Благодаря этим находкам удалось выяснить многие вопросы прошлого видового распространения растительности (так, например, в Сибири найдены анолоциклические формы тлей с ясеня, ильма, фисташки и др.).

При анализе видового состава тлей хвойных пород деревьев, составляющих сейчас таежную зону растительности, выяснилось следующее: 1) все виды тлей, живущие на сосне, не имеют связей с другими хвойными породами таежной зоны; наоборот, имеется много видов тлей, которые связывают сосну с другими (в том числе хвойными) деревьями, растущими сейчас на Кавказе и в Западной Европе; 2) все виды тлей, живущие на других хвойных деревьях тайги, развиваются на них в самом разнообразном соотношении, например: ель — пихта, кедр — ель, ель — лиственница, лиственница — пихта и т. д.

Таким образом, видовой состав энтомофауны таежной зоны Голарктики указывает на определенную связь ели, пихты, кедра и лиственницы между собою и на отсутствие этой связи между сосной и другими перечисленными породами хвойных деревьев. Исходя из этого, мы полагаем, что в составе первичной тайги, существовавшей до оледенения, в северном полушарии сосны не было, и она в становлении таежной зоны растительности не участвовала, появившись в ней позднее.

Изученные нами материалы позволяют также предположительно установить и картину широтного распространения первичной тайги в момент наступления ледников:

1. Наиболее северное положение, а также вершины горных хребтов занимал кедр, который смыкался с темнохвойной елово-пихтовой тайгой.

2. Лиственничные леса встречались на всем пространстве, занятом северными третичными хвойными лесами, а также занимали подошвы или склоны близ подошв гор. Эти леса соприкасались, с одной стороны, с елово-пихтовой тайгой, а с другой — с теми широколиственными лесами, ко-

торые покрывали не только ложа долин, но и большую часть поверхности северного полушария.

Лиственница должна была именно «соприкасаться» с широколиственными деревьями, причем это «соприкосновение» должно было быть достаточно тесным. На это указывает распространение в настоящее время на лиственнице Scolytus morawitzi Sem.— единственного заболонника на хвойном дереве. О том же свидетельствует и нахождение алтайского усача (Xylotrechus altaicus Gebl.).

Приведенные ранее данные о взаимосвязи через энтомофауну хвойных пород деревьев, составляющих тайгу, говорят о чрезмерно слабой связи темнохвойных пород деревьев с сосной.

Эволюция организмов и пути их приспособления не дают оснований сомневаться в отсутствии таких взаимосвязей и в доледниковое время. Наоборот, видовой состав ипидиофауны, исключая «полифагов», дает ясную картину недавнего проникновения сосновых и взаимно-«темнохвойных» короедов в их нетипичные биоценозы. Что касается видового состава тлей, то он совершенно определенно показывает, что и до ледникового периода едва ли существовали в северном полушарии (хотя бы только в Восточной Сибири) елово-сосновые, пихтово-сосновые или кедрово-сосновые леса. Мы думаем, что в первичной тайге первый ярус занимал кедр, под пологом которого и росли до известного времени ели и пихты. Это наблюдается и сейчас во многих местах Восточной Сибири, где ели и пихты не уничтожены человеком.

Ель может развиваться только под пологом другой породы. Если бы до оледенения этой породой была сосна, а не кедр, фауна короедов этой хвойной породы была бы другой.

Сосна появилась в тайге в относительно недавнее время. Ее появление, несомненно, было приурочено к сухому «ксеротермическому», послеледниковому периоду, отличавшемуся от современного более сухим и теплым климатом. Ботанико-палеонтологические данные определенно указывают на существование такого периода и на более северное, чем сейчас, распространение таежной растительности в эпоху, предшествующую этому ксеротермическому периоду (Енисейский залив — пни деревьев, низовья Енисея — ольха, Дудинка — сибирская ель, р. Гыда — лиственница).

Потепление местами вызвало появление лёсса, понижение влажности почвы и т. д. Все это не могло не отразиться на росте и развитии темнохвойных лесов, состоящих из влаголюбивых пород деревьев.

В этой обстановке вначале в качестве примеси, а затем и в виде чистых насаждений, вытесняющих темнохвойные, в тайге стала появляться сосна. Неблагоприятный для темнохвойных ксеротермический период благоприятствовал продвижению этой хвойной породы в сложившуюся уже к тому времени таежную ландшафтную зону. Сосна медленно продвигалась из степной провинции на север и северо-восток, сталкивалась со сложившимися биоценозами других хвойных и вносила в них изменения, в частности, путем передачи своей энтомофауны ели и пихте (но не кедру и лиственнице, с которыми сосна биоценозов не образовывала).

Ксеротермический период внес также изменения в продвижение таежного ландшафта на территории севера Европы. До этого периода тайга довольно быстро заселяла север Европы, с наступлением же ксеротермического периода это продвижение вначале приостановилось, а затем началось медленное отступание тайги из Европы. Геоботаниками и географами (Л. С. Берг, В. Н. Сукачев, А. Н. Криштофович и др.) накоплено много материалов, указывающих не только на факт такого отступания, но и на границы, до которых успела продвинуться таежная растительность до наступления ксеротермического периода.

Таким образом, сосновые леса, существующие сейчас, например, в Восточной Сибири, с точки зрения их флористического состава,— пришель-

ны, не автохтонны по отношению к темнохвойным и лиственным лесам. Следовательно, и энтомофауна их имеет такое же значение и происхождение.

4. Исторические судьбы энтомофауны тайги в Восточной Сибири

Темнохвойная тайга, занимавшая ранее в умеренных широтах северного полушария огромные пространства суши, в последние столетия сократилась в своих размерах. Основными причинами сокращения, например, в Восточной Сибири являются лесные пожары, гибель деревьев из-за нападения насекомых — вредителей хвои, а также хозяйственная деятельность человека.

До настоящего времени на территории Восточной Сибири ежегодно происходят сотни лесных пожаров, охватывающих тысячи гектаров леса. В дореволюционное время, и особенно в XVIII и XIX вв., пожары в лесу вследствие малонаселенности Сибири не тушились и не потухали в течение многих дней, что позволяло им распространяться на огромных территориях. В настоящее время доказано, что на территории Восточной Сибири едва ли есть леса, которые когда-либо в той или иной степени не были повреждены огнем. При лесных пожарах ели и пихты гибнут от огня, тогда как сосны и лиственницы сохраняются лучше и благодаря этому имеют больше шансов заселять появившиеся гари. Более того, как показали исследования Н. А. Казанского и В. В. Гулисашвили (1931), при лесном пале сосновые семена, находящиеся в почве, в значительной своей части сохраняются и дают затем поросли сосны, тогда как семена ели, пихты и кедра гибнут.

По исследованиям Р. Н. Аболина (1929), Г. И. Танфильева, Третьякова и др., на географическое распространение сосны в Восточной Сибири оказывает большое влияние температура почвы, причем понижение последней по направлению на север является серьезным препятствием для распространения сосновых насаждений.

Однако в настоящее время, по данным Лазарева и В. Ф. Тумеля (1939), часто повторяющиеся лесные пожары привели в бассейне верхнего течения р. Лены к понижению на несколько метров верхней границы вечной мерзлоты, а прогревание и обсыхание грунтов после пожаров и палов продолжает уменьшать в них запасы холода.

Таким образом, происходящие ежегодно на больших площадях лесные пожары вызвали в Восточной Сибири сокращение площадей темнохвойной тайги, за счет чего произошло увеличение размеров светлохвойных древостоев, и в первую очередь сосны.

Кедровые леса, площадь которых сократилась из-за лесных пожаров, кроме того, ежегодно подвергаются нападению насекомых — вредителей хвои. Для примера достаточно указать, что за последние 25 лет в Иркутской области сибирский шелкопряд размножался в массе.

Уменьшение площади темнохвойной тайги и увеличение за счет этого территории, занятой светлохвойной тайгой, вызвало изменения и в видовом составе насекомых Восточной Сибири, в частности сокращение ареала видов насекомых, связанных по своей биоэкологии с темнохвойной тайгой, и в первую очередь с елью и пихтой, площади которых особенно резко уменьшились. В то же время расширился ареал других видов насекомых, а особенно живущих на сосне и лиственных породах деревьев (березах).

В настоящее время на территории Восточной Сибири виды насекомых, являющиеся «монофагами» ели и пихты, встречаются местами, редко и единично.

Подавляющее большинство из 42 видов короедов хвойных пород Восточной Сибири связано своей биоэкологией с ценозами светлохвойной тайги. Так же из более чем 80 видов восточносибирских жуков-дровосе-

ков — вредителей хвойных наиболее редкими (единично встречающимися) являются виды, развивающиеся в древесине ели и других темнохвойных пород деревьев. Наоборот, жуки-дровосеки, связанные биоэкологией с ценозами светлохвойной тайги, не только широко распространены, но принадлежат и к наиболее часто встречающимся насекомым. То же самое относится к насекомым, питающимся семенами, шишками, почками, побегами и хвоей молодых и взрослых хвойных деревьев.

Сокращение площадей темнохвойной тайги и увеличение за счет этого территории, занятой светлохвойной, в основном сосновой, тайгой и лиственными породами деревьев, вызвало в Восточной Сибири глубокое изменение в структуре почвы, в химических и физических ее свойствах и температуре. Эти изменения начались с сухого ксеротермического, послеледникового периода, когда наступившее потепление местами вызвало появление лёсса, понижение влажности почвы и т. д. В последние столетия почвы изменялись в Восточной Сибири также и под влиянием хозяйственной деятельности человека (вырубка леса, распашка земель и пр.).

Все эти обстоятельства в значительной степени оказали влияние и на географическое распространение животных, живущих в лесной почве. Особенно интересным в этом отношении примером из насекомых является майский хрущ (Melolontha hippocastani).

Исходя из развитого выше представления, что время появления и распространения в Восточной Сибири сосны началось только в послеледниковый, ксеротермический период, мы полагаем, что одновременно с сосной здесь появился и майский хрущ. До этого периода он едва ли вообще мог быть распространен в Восточной Сибири. Промежуток времени после оледенения и до ксеротермического периода в северном полушарии характеризуется повышенной влажностью воздуха и почвы. Последняя была на больших пространствах заболочена, участков, благоприятных для хруща, почти не имелось и т. д.

Положение резко изменилось лишь в ксеротермический период, в начале которого хрущ занимал небольшие по размерам площади. По мере же захвата светлохвойной тайгой новых территорий хрущ все более и более расширял область своего географического распространения.

Майский хрущ принадлежит к насекомым, которые могут развиваться лишь в почве с определенными физическими, химическими и другими свойствами; огромное значение имеет и ее температура. Изучение биоэкологии хруща показало, что в Восточной Сибири такими почвами являются почвы светлохвойной тайги, а также мест, обжитых человеком; аналогичное явление отмечено и в других местах северной части СССР, где также имеет место смена темнохвойной тайги.

Таким образом, история развития майского хруща и других насекомых светлохвойной и темнохвойной тайги Восточной Сибири неотделима от тех ботанико-географических статических и динамических явлений, которые происходят в этой зоне растительного ландшафта. Она тесно связана также с деятельностью человека.

Выводы

1. Энтомофауна тайги аллохтонна по отношению к современной энтомофауне.

2. Энтомофауна тайги не сложилась на месте, из местной горной таежной энтомофауны, а образовалась из элементов, надвинувшихся в ледниковый период из северных частей Азии.

3. Энтомофауна тайги заселила занятую ею сейчас территорию в геологически относительно короткий срок.

4. Современная тайга образовалась из растительных древостоев темнохвойной тайги, причем компонентами этих древостоев были виды ели, пихты, кедра и лиственницы.

5. Сосна в становлении тайги не участвовала. Появление ее в тайге — явление вторичное. Сосна появилась в тайге в ксеротермический послеледниковый период.

6. Темнохвойная тайга и ее энтомофауна в последние столетия сокращают область своего географического размещения. Причины сокращения — лесные пожары, вредители и деятельность человека. На смену темнохвойной тайге идет светлохвойная тайга и ее энтомофауна.

Литература

Аболин Р. Н., 1929. Геоботаническое и почвенное описание Лено-Вилюйской равнины, Тр. Якутск. ком. АН СССР, X.

Берг Л. С., 1947. Изменение рельефа со времени засушливой послеледниковой эпохи, Климат и жизнь, гл. 5, Географгиз, М.

Криштофович А. Н., 1947. Географическое распределение растительности СССР в третичном периоде, Второй Всесоюз. геогр. съезд, Тез. докл. на секции биогеогр., Изд-во АН СССР.

Кузнецов Н. Я., 1938. Арктическая фауна Евразии и ее происхождение (преимущественно на основе материала по чешуекрылым), Тр. ЗИН АН СССР, т. V, вып. 1.

Мензбир М. А., 1934. Очерк истории фауны Европейской части СССР, Биомедгиз, М.

Серебровский П., 1936. Послеледниковое формирование современной фауны и воздействие человека на природу, Животный мир СССР, т. 1, Изд-во АН СССР.

Станчинский В., 1922. Послеледниковые изменения Европейской России по данным современного распространения птиц, Изв. Геогр. ин-та, т. III.

Сукачев В. Н., 1922. К вопросу об изменении климата и растительности в послетретичное время на севере Сибири, Метеорол. вестн., т. 22, № 1—4.

Толмачев А. И., 1943. К вопросу о происхождении тайги как зонального растительного ландшафта, Сов. ботаника, № 4.

Тугаринов А., 1929. О происхождении арктической фауны, Природа.— 1934. Опыт истории арктической фауны Евразии, Тр. II Междунар. конференции АСС ОП по изучению четвертичного периода Европы, вып. V.

ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

ТОМ XXXIV 1955 ВЫП.

ИЗУЧЕНИЕ ДЕЙСТВИЯ ФОСФОРОРГАНИЧЕСКИХ ИНСЕКТИЦИДОВ НА ХЛЕБНОГО КЛОПА (EURYGASTER INTEGRICEPS PUT.) ПРИ ПОМОЩИ МЕТОДИКИ МЕЧЕНЫХ АТОМОВ

В. И. КОССОБУТСКИЙ

Лаборатория морфологии беспозвоночных Института морфологии животных АН ССС

Изучение действия инсектицидов на организм насекомых, проведенно многими отечественными и зарубежными исследователями, показало, чт выяснение ряда вопросов обычными методами морфо-функционального биохимического и гисто-физиологического анализа встречает серьезны затруднения.

В связи с этим перед нами и была поставлена задача — попытатьс найти путь к разрешению этих вопросов при помощи методики мечены атомов. Известно, что в последнее время для изучения жизнедеятельно сти насекомых эта методика успешно применяется как нашими, советски ми, так и зарубежными исследователями, поэтому останавливаться на ха рактеристике уже сравнительно хорошо известных преимуществ и недо статков самой методики меченых атомов мы не будем.

Применение методики меченых атомов при изучении проникани фосфорорганических инсектицидов в организм хлебного клопа и выясне ние устойчивости его по отношению к действию этих ядов в значительно мере уже нашли свое разрешение в исследованиях К. А. Гара, Я. А. Мен дельбаума, Н. Н. Мельникова, К. Д. Швецовой-Шиловской и В. И. Чер нецовой (1954). Однако вопрос об эффективности действия инсектицидо в зависимости от физиологического состояния клопов до настоящего вре мени остается неясным.

Наша работа представляет собой попытку установить количественны показатели распределения некоторых фосфорорганических инсектицидо в органах и тканях вредной черепашки в зависимости от ее физиологич ского состояния, а также и от способа применения инсектицида. В проце се работы нами были испытаны два меченных по фосфору фосфорорган ческих инсектицида. Один из них, под названием ВИЗР-211,— фосфор органический инсектицид внутрикишечного действия; другой — дуо диэтил-4-нитрофенилтиофосфата — инсектицид контактного действия.

Эксперименты проводились в лабораторных условиях в декабре 1953 Для экспериментов была использована вредная черепашка, собранная сентябре 1953 г. в Краснодарском крае, на местах ее зимовки и, следова тельно, находившаяся в состоянии покоя. В основу работы была полож на методика, разработанная С. В. Андреевым. До начала эксперим тальных работ клопы сохранялись в увлажненных листьях при темпера туре в 1—2° в рефрижераторе.

При испытании действия инсектицидов исследованию подвергали следующие органы и ткани вредной черепашки: первый отдел средне кишки, жировое тело, гемолимфа и половые железы.

В начале экспериментов нами была выделена контрольная групп насекомых, которая содержалась в условиях, соответствующих условия содержания подопытных экземпляров.

Предварительные вскрытия 10 экз. клопов (пять самок и пять самцов), проведенные перед началом экспериментальных работ, показали следующее: слабый запах вскрытых особей (хотя пахучие железы имели довольно яркую оранжевую окраску), обедненность полости тела гемолимфой, среднее количество жирового тела, слабое наполнение первого отдела средней кишки; задняя кишка была заполнена жидким экскретом бурого цвета, яичники, как обычно в этот период, были в форме зачатков, семенники имели грушевидную форму с окрашенным в красный цвет основанием [1].

А. Опыты с применением инсектицида внутрикишечного действия

Действие на вредную черепашку препарата ВИЗР-211 изучалось посредством введения его в организм черепашки вместе с пищей. Для этой цели использовались недельные ростки пшеницы, выращенные в почвенных культурах и политые 1%-ным раствором препарата, активность которого в 1 мл раствора составляла около 47 000 импульсов в 1 мин.

Во избежание загрязнения ядом поверхности почвы и растений полив растений производился через стеклянную лейку, воткнутую в землю на глубину 8—10 см. По истечении суток с момента полива ростков раствором инсектицида и проверки активности их под счетчиком на них было выпущено 30 клопов (15 самцов и 15 самок).

В инсектарии, освещаемом и подогреваемом электрическими лампочками, температура днем достигала 18—20°. Ночью же инсектарий не подогревался, и поэтому к утру температура в нем падала до 7—8°.

Действие яда на черепашку становилось заметным через 2—3 часа после начала питания и выражалось в своеобразном асимметричном подергивании ножек или в общем параличе, который иногда начинался с малежных движений. Дальнейшее наблюдение показало, что 75% клопов после обработки их препаратом ВИЗР-211 погибали к началу 2-х суток, а остальные 25% клопов — к исходу 3-х суток.

Взвешиваниями было установлено, что средний вес черепашки, погибшей в результате действия инсектицида, снижается на 15—18% по сравнению с весом ее до отравления или с весом контрольных особей. Погибшие особи были вскрыты, и затем на торзионных весах из исследуемых нами органов и тканей были сделаны навески.

Для определения веса навески гемолимфы использовалась разница в весе сухого и смоченного гемолимфой кусочка фильтровальной бумаги размером в 0,5 см². Из полученных навесок на предметных стеклах с лупочками приготовлялись препараты.

После пересчета общего числа импульсов от препаратов исследуемых тканей под счетчиком для выяснения степени достоверности радиометрических данных была проведена статистическая обработка их по формуле:

$$A_o = \frac{N_{o+ф}}{t_{o+ф}} - \frac{N_{ф}}{t_{ф}} \pm \sqrt{\frac{N_{o+ф}}{t^2_{o+ф}} + \frac{N_{ф}}{t^2_{ф}}},$$

где A_o — активность образца (препарата, $N_{o+ф}$ — счет препарата с фоном, $t_{o+ф}$ — время счета препарата, $N_{ф}$ — счет фона, $t_{ф}$ — время счета фона.

В результате проведенной работы установлено распределение испытываемого нами инсектицида ВИЗР-211 в тканях и органах вредной черепашки, показанное в табл. 1.

---

[1] Количественные критерии при оценке состояния систем даны по Д. М. Федотову.

[2] Статистическая обработка данных радиометрических измерений была проведена под руководством И. Н. Верховской.

Таблица 1

Результаты обработки навесок

Показатели	№ препарата										Среднее
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	
Первый отдел средней кишки*											
Счет препаратов в импульсах за 5 мин. на 10 мг ткани	286	308	306	306	284	314	298	319	291	318	303
Счет фона в импульсах за 5 мин.	116	117	117	115	115	115	115	117	116	116	115,9
Значение активности в импульсах за 1 мин. на 10 мг ткани	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	37,4±4
Жировое тело											
Счет препаратов	1165	1195	1176	1197	1223	1200	1199	1173	1198	1204	1193
Счет фона	116	115	115	118	116	116	113	116	117	116	115,8
Значение активности	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	215,4±7,
Гемолимфа											
Счет препаратов	1220	1562	1235	1215	1002	1200	1198	1180	1132	1170	1211,4
Счет фона	116	117	116	117	116	117	117	116	118	117	116,7
Значение активности	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	218,9±7,
Ткань семенников											
Счет препаратов	342	298	301	318	—	—	—	—	—	—	314,8
Счет фона	117	116	117	117	—	—	—	—	—	—	116,8
Значение активности	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	32,6±4,
Ткань яичников											
Счет препаратов	215	226	292	297	349	312	—	—	—	—	281,8
Счет фона	117	117	117	118	117	118	—	—	—	—	117,3
Значение активности	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	32,9±3,

* Точность измерений для первого отдела средней кишки — 10,6%, для жирово тела — 3,3%, для гемолимфы — 3,3%, для ткани семенников — 10,3%, для ткан яичников — 11,8%.

Как видно из изложенного, измерения по препаратам исследуемы органов и тканей проведены с точностью от 3,3 до 11,8%. Если же обще число импульсов навесок от исследуемых органов и тканей условно пр нять за 100%, то распределение инсектицида оказывается следующим 1) первый отдел средней кишки — 6,9%, 2) жировое тело — 39,6% 3) гемолимфа — 40,2%, 4) семенники — 7,2%, 5) яичники — 6,1%.

Б. Опыты с применением инсектицида контактного действия

Действие меченного по фосфору диэтил-4-нитрофенилтиофосфат с последующим распределением его по тканям и органам мы изучали двух находящихся в различном физиологическом состоянии группа

Таблица 2

Результаты обработки навесок

Показатели	№ препарата										Среднее
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	
Первый отдел средней кишки*											
Счет препаратов в импульсах за 50 мин. на 10 мг ткани	1789	1710	1701	1803	1678	1832	1683	1821	1627	1677	1731,4
Счет фона в импульсах за 50 мин.	1180	1171	1173	1186	1185	1165	1177	1163	1162	1168	1173
Значение активности в импульсах за 1 мин. на 10 мг ткани	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	11,2±1
Жировое тело											
Счет препаратов за 5 мин.	908	985	815	870	871	1221	966	978	1090	904	963,8
Счет фона за 5 мин.	117	116	117	117	117	117	115	117	117	117	166,7
Значение активности за 1 мин.	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	169,4±6,5
Гемолимфа											
Счет препаратов за 5 мин.	658	711	702	641	610	700	662	631	620	657	659,2
Счет фона за 5 мин.	117	117	118	118	116	117	120	117	118	118	117,6
Значение активности за 1 мин.	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	108±5,5
Ткань семенников											
Счет прапаратов за 50 мин.	1682	1718	—	—	—	—	—	—	—	—	1700
Счет фона за 50 мин.	1172	1168	—	—	—	—	—	—	—	—	1170
Значение активности за 1 мин.	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	10,6±1
Ткань яичников											
Счет препаратов за 50 мин.	1719	1698	1734	1757	—	—	—	—	—	—	1727
Счет фона за 50 мин.	1165	1171	1164	1170	—	—	—	—	—	—	1167,5
Значение активности за 1 мин.	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	11,2±1,1

* Точность измерений для первого отдела средней кишки — 8,9%, для жирового тела — 3,8%, для гемолимфы — 5%, для ткани семенников — 9,3%, для ткани яичников — 9,8%.

вредной черепашки. Одна из них состояла из насекомых, еще не вышедших из состояния покоя, а в другой были клопы, выведенные из состояния покоя и 7 дней питавшиеся на ростках не отравленной инсектицидом пшеницы. В обоих случаях инсектицид в концентрации 0,2% наносился в количестве 0,02 мл на щиток черепашки, и затем каждое насекомое подсушивалось в отдельной чашке Петри.

Таблица 3

Результаты обработки навесок

Показатели	№ препаратов										Среднее
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	
Первый отдел средней кишки*											
Счет препаратов в импульсах за 50 мин. на 10 мг ткани	1749	1788	1864	1901	1741	1836	1852	1848	1792	1889	1826
Счет фона в импульсах за 50 мин.	1162	1165	1178	1165	1173	1167	1174	1177	1178	1170	1171
Значение активности в импульсах за 1 мин. на 10 мг ткани	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	13,1±1,1
Жировое тело											
Счет препаратов за 5 мин.	810	795	820	800	783	805	768	762	915	768	803
Счет фона за 5 мин.	117	117	117	118	117	117	118	116	117	118	117
Значение активности за 1 мин.	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	137,2±6
Гемолимфа											
Счет препаратов за 5 мин.	1091	1067	1013	998	965	1037	879	832	973	935	979
Счет фона за 5 мин.	118	118	117	117	117	117	117	118	117	117	117,3
Значение активности за 1 мин.	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	172,4±6,6
Ткань семенников											
Счет препаратов за 50 мин.	2438	1826	2032	2274	—	—	—	—	—	—	2142,5
Счет фона за 50 мин.	1174	1166	1170	1172	—	—	—	—	—	—	1170,5
Значение активности за 1 мин.	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	19,4±1,1
Ткань яичников											
Счет препаратов за 50 мин.	1937	1980	2193	2311	1931	2109	—	—	—	—	2076,8
Счет фона за 50 мин.	1170	1165	1171	1169	1179	1171	—	—	—	—	1170,8
Значение активности за 1 мин.	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	18,8±1,1

* Точность измерений для первого отдела средней кишки — 8,3%, для жирового тела — 4,3%, для гемолифмы — 3,8%, для ткани семенников — 5,5%, для ткани яичников — 5,8%.

Концентрацию инсектицида в 0,2% мы избрали исходя из активности препарата, т. е. соответственно возможности учета числа импульсов под регистрирующим счетчиком. При этом мы исходили из расчета 25 импульсов на 1 мг ткани в 1 мин.

В результате обработки меченным по фосфору диэтил-4-нитрофенилтиофосфатом клопов, еще не вышедших из состояния покоя, установлено,

что гибель их, начавшаяся на 2-е сутки после начала обработки, закончилась гибелью всех клопов к концу 3-х суток. Результаты исследований, проведенных на клопах, находившихся в состоянии покоя, приведены в табл. 2.

Как видно из изложенного, измерения по препаратам исследуемых органов и тканей проведены с точностью от 3,8 до 9,8%. Если же общее число импульсов от препаратов исследуемых тканей и органов принять за 100%, то распределение инсектицида окажется следующим: 1) первый отдел средней кишки — 3,6%, 2) жировое тело — 54,6%, 3) гемолимфа — 34,8%, 4) семенники — 3,4%, 5) яичники — 3,6%.

Результаты исследований клопов, выведенных из состояния покоя, показали следующее: в отличие от клопов, находившихся в состоянии покоя, в первом отделе средней кишки клопов, перешедших к активному образу жизни, кроме осенних запасов пищи, было обнаружено значительное количество и новой пищи — сока ростков пшеницы, которым клопы питались в течение 7 дней. Задняя кишка этих клопов оказалась совершенно пустой, со спавшимися стенками.

Данные обработки диэтил-4-нитрофенилтиофосфатом клопов, выведенных из состояния покоя и 5 дней питавшихся на ростках пшеницы в инсектарии, показали, что инсектицид за сравнительно более короткий срок проник в организм черепашки в значительно большем количестве. После обработки все клопы погибли в течение 8—24 час. В результате статистической обработки радиометрических данных нам удалось установить некоторые особенности распределения инсектицида в органах и тканях вредной черепашки и для данной серии опытов (табл. 3).

Измерения активности препаратов исследуемых органов и тканей в этом опыте, как видно из приведенных данных, выполнены с точностью от 3,8 до 8,3%, распределение же инсектицида оказалось несколько иным. Принимая, так же как и в предыдущих опытах, общее число импульсов от навесок исследуемых органов и тканей условно за 100%, мы смогли установить, что инсектицид в условиях этой группы опыта распределился в организме насекомого следующим образом: 1) первый отдел средней кишки —3,6%, 2) жировое тело — 38,1%, 3) гемолимфа — 47,7%, 4) семенники — 5,4%, 5) яичники — 5,2%.

Заключение

Полученные нами данные свидетельствуют о том, что интенсивность действия испытываемого инсектицида, повидимому, находится в прямой зависимости от морфо-функционального состояния организма насекомого и, следовательно, от интенсивности обмена веществ.

Подтверждением справедливости этого положения могут служить и наши опыты с гусеницами яблоневой плодожорки, проведенные также в декабре 1953 г., которые показали, что эти гусеницы, несмотря на очень тонкую кутикулу, в период диапаузы обладают исключительной устойчивостью по отношению к действию диэтил-4-нитрофенилтиофосфата.

Настоящее исследование является только началом предполагаемой серии работ, направленных на разрешение вопроса о проникновении инсектицидов в организм насекомых и характере их распределения в нем в зависимости от физиологического состояния насекомого и от способа применения инсектицида.

Литература

Гар К. А., Мендельбаум Я. А., Мельников Н. Н., Швецова-Шиловская К. Д. и Чернецова В. И., 1954. Применение метода меченых атомов к изучению устойчивости клопа-черепашки к двум фосфорорганическим инсектицидам, ДАН СССР, т. 94, № 6.

ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

ТОМ XXXIV 1955 ВЫП. 4

СОЕВЫЙ ЛИСТОЕД (LUPERODES MENETRIESI FALD.) КАК ВРЕДИТЕЛЬ СЕЛЬСКОХОЗЯЙСТВЕННЫХ КУЛЬТУР НА САХАЛИНЕ

Г. В. ГУСЕВ

Сахалинский филиал АН СССР

Соевый листоед (Luperodes menetriesi Fald.) известный как вредитель сои и отчасти сахарной свеклы в Приморском и Хабаровском краях (Энгельгардт, 1928; Мищенко, 1940; Куренцов, 1948), в условиях Сахалина наносит существенный вред многим сельскохозяйственным культурам. Особенно сильные повреждения листоед причиняет клеверам, моркови, капусте, столовой свекле. Несколько меньше повреждаются картофель, подсолнечник, турнепс, редис, репа, лук. Среди цветочных культур сильно повреждаются астры.

Соевый листоед питается главным образом листьями растений, и только в редких случаях отмечались повреждения стеблей. Как жуки, так и личинки выгрызают верхний эпидермис и паренхиму листа; жуки часто прогрызают сквозные отверстия. Поврежденные листья быстро вянут, а при большой численности вредителя нередки случаи гибели растений.

Биология вредителя и меры борьбы с ним до сих пор были мало известны. Только в отдельных работах, главным образом обзорных, приводятся незначительные сведения по этому вредителю. В большинстве из них даются морфологические признаки соевого листоеда, отличающие его от других видов семейства Chrysomelidae (Энгельгардт и Мищенко, 1931; Щеголев, Знаменский, Бей-Биенко, 1937; Мищенко, 1940; Гусев и Никифорова, 1950; Щеголев, 1952), только в некоторых работах приводится небольшой материал по биологии. Даже в отношении числа генераций листоеда в литературе нет сколько-нибудь определенных данных.

Массовое появление листоеда на Сахалине и повреждение им ряда сельскохозяйственных культур вызвали необходимость изучения биологии этого вида и разработки мероприятий по борьбе с ним.

Листоед зимует в фазе яйца. Яйца откладываются в почву в конце августа — в сентябре. Яйцекладки встречаются только на задерненных участках. Особенно многочисленны они на клеверищах, на лугах — в тех случаях, если в качестве одного из ведущих компонентов травосмеси имеется белый или красный клевер,— а также на обочинах дорог, на межах, на опушках леса.

Личинки отрождаются в последней декаде июня. Однако при попадании яиц в парники с дерновой землей личинки появляются в парниках и причиняют вред сельскохозяйственным растениям с середины мая. Раннее отрождение личинок и повреждение ими капустной рассады в парниках имело место в ряде хозяйств Южно-Сахалинского, Холмского и Невельского районов в 1950—1953 гг.

Личинки не могут совершать сколько-нибудь значительных миграций. Тут же, на задерненных участках, в конце июля они уходят в почву.

Окукливание личинок происходит на глубине 1—2 см от поверхности почвы; куколки залегают в яйцевидных земляных пещерках. Фаза куколки длится 9—11 дней.

Массовой выход жуков происходит в первой декаде августа. Откладка яиц жуками, как уже сообщалось, начинается с конца августа и продолжается в течение всего сентября. С наступлением заморозков все жуки погибают.

В условиях Сахалина развивается одно поколение соевого листоеда. По характеру питания соевый листоед является полифагом. Хори (M. Hori, 1932) зарегистрировал 97 видов растений, повреждаемых этим вредителем. По нашим наблюдениям, несмотря на широкую полифагию, соевый листоед предпочитает определенные виды растений. Помимо культурных растений, перечисленных в начале статьи, повреждается ряд дикорастущих. Особенно сильные повреждения причиняются листьям одуванчика обыкновенного (Taraxacum vulgare Lam.), белокопытника (Petasites amplus Kit.), подорожника крупного (Plantago major L.), полыни-чернобыла (Artemisia vulgaris L.). Личинки часто повреждают листья ив (Salix sp. sp.), а жуки — листья шеломайника (Filipendula kamtschatica Max.).

Наиболее предпочитаемыми кормовыми растениями для обеих питающихся фаз листоеда являются белый и красный клевер, морковь, одуванчик. Повреждение этих видов растений может быть индикатором на присутствие вредителя в том или ином районе. Крайне редко повреждаются соевым листоедом злаки.

L. menetriesi встречается только на открытых стациях — на полях, на лугах, вдоль рек, на опушках леса, вдоль лесных дорог. В тайге этот вид отсутствует.

Характерной особенностью биологии соевого листоеда является тесная связь его с задерненными участками. Яйцекладки встречаются только на таких участках. Личинки, не обладая способностью к сколько-нибудь значительным перемещениям, заканчивают свое развитие в непосредственной близости от места отрождения; при этом плотность их на отдельных участках достигает 2,5 тыс. на 1 м^2 (красный клевер второго года пользования, Южно-Сахалинский район, июль 1953 г.). Естественно, что при столь большой плотности они совершают миграции в поисках пищи, но благодаря широкой полифагии обычно скоро находят подходящий корм. В некоторых случаях личинки забираются на довольно высоко расположенные листья белокопытника и ив. Вдоль берегов рек нередко можно наблюдать ивы со сплошь скелетированными листьями.

Особенно сильно повреждаются дикорастущие белые клевера́, а также культурные сорта кле́вера на полях второго года пользования.

В поисках корма личинки часто переходят на смежные участки полей, где причиняют заметный вред моркови, картофелю, свекле, турнепсу и другим культурам, повреждая растения у краев поля.

Сплошные повреждения овощных культур и картофеля наблюдаются в тех случаях, когда предшественниками их являлись клевера или целинные луга. Так, в Южно-Сахалинском районе на одном из участков центрального опытного поля Сахалинского филиала АН СССР в 1951 г. красный клевер первого года пользования оказался сильно изреженным, в связи с чем весной 1952 г. участок был перепахан и засажен картофелем. Картофель, вследствие массового появления личинок соевого листоеда, сильно пострадал от повреждений на всем участке, и только благодаря опыливанию дустом ДДТ растения удалось сохранить.

Аналогичное явление наблюдалось в том же районе в колхозе «Тихоокеанская звезда», где в июле 1952 г. на площади в 3 га в значительной степени была повреждена капуста на участке, освоенном весной того же года за счет луга и редколесья. И, наконец, в качестве еще одного примера можно привести случай, наблюдавшийся нами и

А. Е. Чумаковым (Чумаков, 1952), когда в колхозе им. Калинина Анивского района в июне 1951 г. личинки листоеда повредили капусту на площади в 0,38 га. Капуста была высажена по целине.

Из приведенного материала видно, что соевый листоед причиняет существенный вред клеверам, а также овощным культурам и картофелю, если последние высажены по целине или по клеверищу. Приведенные факты показывают, что перепашка клеверища и целины, проведенная после откладки яиц, не уничтожает вредителя. Поэтому в целях борьбы с листоедом подъем целины под картофель и овощные культуры, а также перепашку клеверища следует проводить до откладки яиц жуками (в условиях южной трети Сахалина не позднее середины августа).

Окукливание личинок происходит в тех же стациях, где откладываются яйца, т. е. на задерненных участках.

Молодые жуки сосредоточиваются на клеверищах, лугах, обочинах дорог и т. п. Однако, обладая более развитыми, чем у личинок, локомоторными органами, жуки способны совершать значительные миграции. Отмечались отдельные случаи массовых перелетов молодых жуков. Такие перелеты на расстояние до 300—400 м наблюдались нами в Южно-Сахалинском и Холмском районах Сахалина, а также А. И. Мищенко в Еврейской автономной области [1].

Обычно же жуки передвигаются по поверхности земли и крайне редко прибегают к помощи крыльев, перелетая с одного растения на другое, находящееся на расстоянии 1—2 м. Очень часто жуков, ползающих в самых разнообразных направлениях, можно встретить на проселочных дорогах и на тропинках. Жуки в большей степени, чем личинки, причиняют вред картофелю, а также моркови, капусте, столовой свекле и другим овощным культурам, повреждая листья растений, расположенных в непосредственной близости от края поля около меж, обочин дорог, около луга, на опушках леса и т. д. В августе 1953 г. нами проводился учет численности жуков соевого листоеда на засаженном картофелем участке, находящемся среди луга. При этом оказалось, что в крайнем ряду картофеля было в среднем по 23 жука на одно растение, во втором ряду было 20,3 жука на растение, в третьем ряду — 10,1, в четвертом — 4,0, в пятом — 0,5, в шестом и последующих рядах не обнаружено ни одного жука (учет проводился на 10 растениях каждого ряда). Такие же случаи нами неоднократно регистрировались во время маршрутных обследований сельскохозяйственных угодий острова. Повсюду жуки повреждали картофель и овощные культуры не дальше чем в 4—5 м от края поля. При этом повреждения были настолько значительными, что вызывали необходимость в применении инсектицидов.

На клеверах второго и третьего года пользования жуки, так же как и личинки, встречаются равномерно на всей площади посевов. Плотность жуков здесь значительно выше, чем на других сельскохозяйственных культурах, поскольку на клеверах происходит отрождение личиночной и имагинальной фазы вредителя. На одном из полей, занятых в течение 2 лет красным клевером (центральное опытное поле Сахалинского филиала АН СССР), в августе 1953 г. во время энтомологических обследований при каждом взмахе сачком мы вылавливали от 8 до 17 жуков. Листья клевера на этом поле были повреждены на 70—80%.

Приведенные данные еще раз свидетельствуют о концентрации жуков на задерненных участках. С последних они совершают незначительные миграции в поисках кормовых растений, повреждая при этом овощные культуры и картофель.

Следовательно, борьбу с имагинальной фазой соевого листоеда необходимо систематически проводить на клеверищах и на лугах; при появлении вредителя на овощных культурах и на картофеле нужно

---

[1] Последние данные нам сообщены лично А. И. Мищенко.

проводить обработку инсектицидами растений, расположенных около меж, обочин дорог, лугов и т. п.

Опытами, поставленными Сахалинским филиалом АН СССР, установлена повышенная чувствительность личинок и жуков листоеда к действию инсектицидов. При обработке растений 12%-ным дустом гексахлорана жуки полностью погибают в течение 20—30 мин. Хорошие результаты получены также при применении 5%-ного дуста ДДТ, 0,1%-ной эмульсии пирофоса, 0,1%-ной суспензии ДДТ и 0,1%-ной эмульго-суспензии ДДТ. Последние два препарата особенно перспективны в связи с длительным сохранением инсектицида на поверхности листьев растений.

Выводы

Соевый листоед в условиях Сахалина является массовым видом, причиняющим существенный вред многим сельскохозяйственным культурам.

Будучи широким полифагом, соевый листоед, однако, предпочитает определенные виды растений: белый клевер, красный клевер, морковь, капусту, столовую свеклу — среди культурных растений; одуванчик, подорожник, полынь-чернобыл — среди дикорастущих растений.

Все фазы развития листоеда сосредотачиваются на задернепных участках (клеверища, луга, обочины дорог, межи, опушки леса и т. п.), откуда жуки и отчасти личинки совершают миграции на посадки овощных культур и картофеля.

Соевый листоед весьма чувствителен к действию инсектицидов, что в значительной мере облегчает проведение мероприятий по борьбе с ним.

Литература

Гусев Г. В. и Никифорова Н. А., 1950. Календарь-справочник по борьбе с вредителями и болезнями сельскохозяйственных культур Сахалинской области, Южносахалинск.

Куренцов А. И., 1941. Проблема сельскохозяйственного освоения горнотаежных районов в Приморском крае и вредные насекомые, Тр. Дальневост. горнотаежн. станции им. В. Л. Комарова, т. 4.— 1948. Календарь борьбы с вредными насекомыми сельскохозяйственных культур в Приморском крае, Владивосток.

Мищенко А. И., 1940. Насекомые — вредители полевых и овощных культур Дальнего Востока, Хабаровск.

Список вредных насекомых СССР и сопредельных стран, ч. 1, 1932, Л.

Чумаков А. Е., 1952. Обзор главнейших болезней и вредителей сельскохозяйственных культур на Дальнем Востоке в 1951 г., Краткий отчет Дальневост. СТАЗР за 1951 г.

Щеголев В. Н., Знаменский А. В., Бей-Биенко Г. Я., 1937. Насекомые, вредящие полевым культурам, Сельхозгиз, М.

Щеголев В. Н. (ред.), 1952. Определитель насекомых по повреждениям культурных растений, Сельхозгиз, М.

Энгельгардт В. М., 1928. Список вредителей сельскохозяйственных культур Дальневосточного края, Защита раст., т. V, № 1.

Энгельгардт В. М. и Мищенко А. И., 1931. Болезни и вредители соевых бобов на Дальнем Востоке, Примиздат.

Hori M., 1932. Studies on the clover Leaf-Beetle Luperodes pracustus Motsch. in Southern Saghalien, Rep. of the Saghalien Central Exp. Stat., Ser. 1, No. 2.

ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

ТОМ XXXIV 1955 ВЫП. 4

ПЛОДОВИТОСТЬ И ПИЩЕВАЯ СПЕЦИАЛИЗАЦИЯ СИБИРСКОГО ШЕЛКОПРЯДА (DENDROLIMUS SIBIRICUS TSHTV.)

В. О. БОЛДАРУЕВ

Иркутское областное управление лесного хозяйства

По предложению А. И. Ильинского мною в течение 1948 и 1949 гг. были проведены опыты по выяснению некоторых неясных и спорных моментов экологии сибирского шелкопряда. Прежде всего нас интересовала плодовитость вредителя, колебания ее в зависимости от степени повреждения деревьев или, что одно и то же,— от степени голодания гусениц. Затем необходимо было выяснить, существует ли у этого вредителя специализация к определенным породам хвойных и как результат этого — наличие экологических рас: лиственничной — на лиственнице и кедровой — на кедре. На возможность такого рода явления указывали некоторые исследователи (Флоров, 1948). В лиственничных насаждениях, по крайней мере в Иркутской области и Бурят-Монгольской АССР, вредитель летает только по четным годам, а в кедровых — по нечетным.

Плодовитость сибирского шелкопряда

Плодовитость вредителя изучалась нами в 1948 г. в Качугском лесхозе Иркутской области, где очаги массового размножения его появились в лиственничных насаждениях в верхнем течении р. Лены на площади около 120 тыс. га (качугские очаги), и в 1949 г. в Иркутском лесхозе, где эти очаги появились в кедровых насаждениях на западном побережье оз. Байкал на площади около 25 тыс. га (больше-глубоковские очаги). В обоих районах очаги имели уже десятилетнюю давность и обнаруживали явные признаки естественного затухания в основном от действия биотических факторов — паразитов и болезней.

Плодовитость бабочек определялась на массовом материале с учетом веса куколок и степени повреждения (оголения кроны) деревьев. При этом мы собирали ранних и одновозрастных куколок в самых различных точках данного очага, отстоящих на 5, 10, 20 и 40 км одна от другой. В лаборатории мы разделяли куколок на самцов и самок, на здоровых и больных; всех здоровых самок по каждой группе повреждений деревьев взвешивали на аналитических весах, а затем раскладывали по весовым группам в марлевые садки. Спустя несколько дней из куколок выходили бабочки, бо́льшую часть которых мы оставляли в тех же садках для откладки неоплодотворенных яиц, а меньшую отсаживали в индивидуальные садки с самцами — для откладки оплодотворенных яиц. Те и другие самки откладывали яйца примерно одинаково, за исключением некоторых неоплодотворенных, которые после откладки 30—50% яиц погибали. Поэтому в конце опыта трупы всех бабочек были вскрыты, и было подсчитано число яиц, оставшихся в яйцевых трубочках. Делением суммы яиц, отложенных всеми бабочками, и яиц, оставшихся в яйцевых трубочках трупов, на общее число бабочек в садках определялось среднее число яиц на одну особь по данной весовой группе. При этом расхождений в количестве созревших яиц у оплодотворенных и неоплодотворенных самок данной группы не было.

Результаты подсчетов яиц приводятся в табл. 1.

Таблица 1

Среднее количество яиц бабочек по классам веса куколок

Вес куколок в мг	Лиственница (качугские очаги)								Сосна (качугский очаг)		Кедр (больше-глубоковские очаги)					
	Степень повреждения деревьев в %															
	100		50—75		25		0—5		0—25		100		50—75		0—25	
	А*	Б	А	Б	А	Б	А	Б	А	Б	А	Б	А	Б	А	Б
1001—1200	2	68,0	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
1201—1400	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
1401—1600	7	80,0	—	—	—	—	—	—	4	69,0	1	90,0	—	—	—	—
1601—1800	19	102,0	—	—	—	—	—	—	4	104,0	1	115,0	—	—	—	—
1801—2000	28	134,0	—	—	—	—	—	—	5	149,0	2	142,0	—	—	—	—
2001—2200	17	157,5	1	195,0	—	—	—	—	4	155,0	6	183,3	—	—	—	—
2201—2400	29	174,2	2	215,0	—	—	—	—	7	212,0	9	209,0	3	226,0	1	248,0
2401—2600	16	196,0	5	217,0	—	—	—	—	4	209,0	6	237,0	11	239,0	1	—
2601—2800	13	216,5	11	237,0	—	—	—	—	2	243,0	5	265,0	19	267,0	2	270,0
2801—3000	3	250 0	18	293,0	—	—	—	—	2	335,0	3	290,0	27	283,0	8	280,0
3001—3200	3	274,5	10	305,0	4	336,0	—	—	—	—	2	312,0	31	321,0	11	291,0
3201—3400	—	—	23	331,0	8	319,0	—	—	1	360,0	—	—	22	347,0	12	333,0
3401—3600	—	—	31	354,0	12	348,0	2	358,0	—	—	—	—	7	353,0	6	367,0
3601—3800	—	—	31	379,0	15	371,0	2	429,0	—	—	—	—	4	368,0	2	374,0
3801—4000	—	—	20	416,0	21	428,0	2	477,0	—	—	—	—	2	391,0	3	384,0
4001—4200	—	—	18	439,0	20	458,0	5	482,0	—	—	—	—	—	—	1	406,0
4201—4400	—	—	26	465,0	11	453,0	6	485,0	—	—	—	—	—	—	—	—
4401—4600	—	—	12	485,0	10	549,0	2	559,0	—	—	—	—	—	—	—	—
4601—4800	—	—	9	523,0	6	526,0	2	526,0	—	—	—	—	—	—	—	—
4801—5000	—	—	8	537,0	4	550,0	3	552,0	—	—	—	—	—	—	—	—
5001—5200	—	—	1	574,0	3	573,0	1	605,0	—	—	—	—	—	—	—	—
5201—5400	—	—	—	—	—	—	1	641,0	—	—	—	—	—	—	—	—
5401—5600	—	—	1	714,0	—	—	1	694,0	—	—	—	—	—	—	—	—
5601—5800	—	—	—	—	—	—	2	704,0	—	—	—	—	—	—	—	—
5801—6000	—	—	—	—	—	—	1	826,0	—	—	—	—	—	—	—	—
n	137	—	227	—	114	—	30	—	33	—	35	—	126	—	47	—
M (шт.)	—	155,6	—	382,4	—	430,9	—	536,2	—	173,2	—	221,4	—	308,6	—	324,0
m± „	—	4,52	—	5,73	—	6,84	—	17,62	—	12,6	—	8,4	—	3,5	—	5,0
σ „	—	41,2	—	86,0	—	73,6	—	94,8	—	72,40	—	50,4	—	39,2	—	33,6
V%	—	26,47	—	22,48	—	17,08	—	17,6	—	41,8	—	22,7	—	12,7	—	10,3
P%	—	5,4	—	—1,5	—	1,58	—	3,28	—	7,20	—	3,8	—	1,1	—	1,54

* А — число куколок, Б — среднее количество яиц.

Из табл. 1 видно, что:

1. Плодовитость лиственничной популяции по сравнению с плодовитостью кедровой значительно выше. Яйцепродукция одной особи колеблется в зависимости от степени повреждения деревьев в первой популяции от 68 до 826 шт., во второй — от 69 до 406 шт.; соответственно вес куколок варьирует в первой от 1 до 6 г, во второй — от 1,4 до 4 г. Прежние исследователи сибирского шелкопряда (Казанский, 1928; Флоров, 1948) также указывали на относительно низкую плодовитость кедровой популяции — не свыше 400 яиц на одну особь.

2. По каждой группе повреждений деревьев получены более или менее правильные вариационные ряды. Однако в графе «лиственница, 100% повреждения» ряд имеет двухвершинный характер. Объясняется это особенностью самой лиственницы — способностью ее восстанавливать один, два или даже три раза потерянную хвою, вследствие чего гусеницы на ней более живучи, нежели на кедре. Так, при численности гусениц в кроне в нелётный год свыше 500 шт. к началу августа наступает первое полное оголение дерева, и гусеницы до ухода на зимовку голодают в течение 2 месяцев, а часть их (40—50%) даже гибнет. В начале лета следующего года оставшиеся в живых гусеницы снова полностью объедают хвою дерева и снова голодают. Эти гусеницы в большинстве своем заканчивают развитие, но дают мелких куколок, а вышедшие из них бабочки менее плодовиты. При численности же гусениц в кроне в нелётный год от 200 до 500 шт. первое полное оголение дерева наступает лишь после второй зимовки, и гусеницы меньше истощаются, дают более крупных куколок. В табл. 1 показана сводка данных по тем и другим категориям куколок, вследствие чего и получилась двухвершинность кривой. На кедре этого не бывает, так как на нем могут сохраниться и дожить до стадии куколки только те гусеницы, которые претерпели лишь однократное оголение кроны, наступившее после их второй зимовки. Понятно, что эти гусеницы дадут относительно крупных куколок. Если же у кедра полное оголение кроны наступило в нелётный год (что обыкновенно бывает при численности гусениц в 800 шт. и выше), то гусеницы или уходят с него на соседние деревья, или же погибают от голода. Отсюда большая плотность населения вредителя в кедровых насаждениях оказывается для него более губительной, нежели в лиственничных.

3. Варьирование куколок (по весу) или яйцепродукции имаго тем выше, чем выше процент повреждения деревьев или чем сильнее сказывался голод на стадии гусеницы. У кедровой популяции эти признаки варьируют меньше ($V = 10 - 22{,}7\%$), чем у лиственничной ($V = 17 - 26\%$). Причина этих различий та же самая, т. е. высокая живучесть гусениц на лиственнице и меньшая на кедре.

4. Между весом куколок и плодовитостью имаго существует прямая зависимость. К сожалению, при отсутствии соответствующей вариационной решетки вычислить коэффициент корреляции и регрессии не представляется возможным. Очевидно, коэффициент регрессии более высок у кедровой популяции, так как среднее число яиц по классам веса куколок у нее выше, чем у лиственничной, на 10—40 шт.

5. Особое положение занимает показанная в табл. 1 сосновая популяция вредителя, возникшая в данном случае как следствие разлета бабочек из центра очага в стороны — из лиственничных насаждений в сосновые, которые отстоят от первых на расстоянии 3—6 км. Плотность населения вредителя здесь была относительно высокой — от 10 до 200 куколок в кроне; повреждения некоторых деревьев достигали 25%.

Низкая плодовитость ($M = 173{,}2 \pm 12{,}6$ яиц) и сильная вариация количественных признаков ($V = 41{,}8\%$) позволяют считать, что гусеницы сибирского шелкопряда питаются хвоей сосны только вынужденно, в исключительных случаях; поэтому они находятся на ней в положении

почти голодающих; несмотря на вполне достаточное количество пищи, недоразвиваются, и большая часть их гибнет еще в начале развития. Если же в кедровых или лиственничных насаждениях встречаются в качестве примеси отдельные деревья сосны, то они обычно повреждаются очень слабо или совершенно не повреждаются.

Влияние ассортимента пищи на развитие гусениц

Необходимо было выяснить, на хвое каких хвойных пород лучше растут и развиваются гусеницы, взятые из какой-нибудь одной определенной популяции.

Опыты ставились в лабораторных условиях по следующей методике[1]. Только что вышедшие из яиц молодые гусеницы кедровой популяции 13 июня 1949 г. были посажены по 25 шт. в стеклянные банки емкостью в 0,5 л[2] на хвою кедра, лиственницы, сосны, ели и пихты. Одновременно с ними в две банки на каждую породу было посажено по одной гусенице для индивидуального воспитания. В садках ежедневно менялся корм, подсчитывалось количество экскрементов, выделенных гусеницами за сутки, велись наблюдения за линькой, за состоянием гусениц. Кроме того, производились измерения и взвешивания гусениц — в индивидуальных садках до и после каждой линьки, в общих садках — периодически. Собранные в пакетики из индивидуальных садков экскременты каждого возраста гусениц взвешивались на аналитических весах. Результаты наблюдений приводятся в табл. 2, 3 и 4.

Из табл. 2 видно, что в течение первых 2 месяцев питания гусеницы лучше и быстрее росли и развивались на хвое лиственницы, а затем по убывающей степени — на хвое пихты, кедра, ели и, наконец, хуже всего — на хвое сосны. По всем признакам — по линейным размерам, по весу и по возрасту — гусеницы на лиственнице занимают первое место, а между тем они выделили наименьшее количество экскрементов — 1595 шт. против 2027 шт. на кедре или 2097 шт. на ели.

Обращает на себя внимание следующее обстоятельство: чем мягче хвоя деревьев, тем меньше экскрементов выделяют гусеницы и тем быстрее растут и развиваются; наоборот, чем хвоя тверже, тем больше они выделяют экскрементов и тем медленнее растут и развиваются. Очевидно, это связано с тем, что гусеницы лучше усваивают хвою лиственницы, а также пихты и хуже хвою других пород, особенно сосны. Поэтому гусеницы на хвое сосны и ели за один и тот же промежуток времени принимают пищи больше, чем на хвое лиственницы и пихты. Гусеницы же на хвое кедра в этом отношении занимают промежуточное положение. Эта особенность проявилась и в течение всей последующей жизни гусениц, как это видно по трем другим таблицам (табл. 3, 4 и 5)

Следует указать, что по окончании вегетационного периода, когда в природе достать хвою лиственницы стало невозможно, гусеницы, воспитывавшиеся до этого на хвое лиственницы, были переведены (с 4 октября) на хвою пихты. Смертность гусениц сначала повысилась, но затем постепенно свелась на нет. Повидимому, здесь сказались и смена пищи, и изменившееся качество самой хвои пихты в зимнее время. Известно, что хвоя на отломленных ветках пихты высыхает даже в летнее время гораздо быстрее, нежели хвоя кедра, ели и сосны. А в лабораторных условиях хвоя пихты в осеннее и особенно в зимнее время высыхала очень быстро: через 2—3 дня она почти полностью опадала с веток, тогда как хвоя сосны, ели и в особенности кедра сохраняла сочность вплоть до

---

[1] Методика была предложена А. И. Ильинским. Пользуюсь случаем выразить ему благодарность.

[2] Через месяц гусеницы были пересажены в более просторные деревянные садки размером 20 × 25 × 25 см со стеклянными дверцами и боковыми стенками из марли.

Таблица 2

Рост и развитие гусениц в общих садках

Пища гусениц	Колич. гусениц		Состояние гусениц на 13.VIII (через 2 месяца)																Колич. экземпляров, выделенное 1 гусеницей
	в начале опыта	погибших по неизвестным причинам	оставшихся в живых	IV возраста				V возраста				VI возраста							
				к лиц.	%	средн. длина тела в мм	средн. вес в г	колич.	%	средн. длина тела в мм	средн. вес в г	колич.	%	средн. длина тела в мм	средн. вес в г				
Хвоя лиственницы	25	9	16	2	12,6	35,6	0,506	11	68,7	42,4	0,809	3	18,7	50,8	1,476				1595
„ пихты	25	6	19	2	10,6	35,5	0,416	17	89,4	40,6	0,680	—	—	—	—				1805
„ кедра	25	15	10	2	20,0	34,5	0,354	8	80,0	39,6	0,621	—	—	—	—				2027
„ ели	25	9	16	4	25,0	34,3	0,357	12	75,0	37,7	0,526	—	—	—	—				2097
„ сосны	25	18	7	3	42,8	32,0	0,311	4	57,2	37,2	0,494	—	—	—	—				1982

5-х суток. Это обстоятельство, повидимому, и отразилось на дальнейшем развитии указанных выше гусениц, как и на гусеницах, воспитывавшихся все время на хвое пихты. Средний вес куколок самок, развивавшихся на лиственнице, оказался даже ниже, нежели куколок с кедра (табл. 5), но, с другой стороны, среди этих куколок резко преобладали самки (87,5%), тогда как на остальных породах количество самцов и самок было равным, за исключением ели, где преобладали самцы (80%).

Как известно, гусеницы сибирского шелкопряда зимуют дважды. На первую зимовку они уходят во II и частично в III возрасте, на вторую — в VI и VII возрастах (Флоров, 1948). Интересно было поэтому знать, потребуется ли гусеницам при непрерывном воспитании их в лабораторных условиях зимовка, и если да, то в каком возрасте.

Для наших опытов молодые гусеницы были выведены необычно рано — в начале лета[3], с тем, чтобы воспитание их в лабораторных условиях проводить в течение всего вегетационного периода, когда только и представляется возможность доставать в природе хвою всех хвойных пород, в том числе и лиственницы.

В условиях более или менее постоянной температуры (в среднем 19°) и влажности (в среднем 70%) воздуха эти гусеницы достигли

[3] Путем извлечения старшевозрастных гусениц зимой из-под снега и дальнейшего воспитания их в лабораторных условиях были получены все последующие стадии развития, а в начале июня — и молодые гусеницы, послужившие материалом для этих опытов. В природе же молодые гусеницы отрождаются только в августе

Таблица 3

Рост и развитие гусениц в индивидуальных садках

Пища гусениц	№ садка	Колич. дней развития *	Экскременты: колич. **	Экскременты: вес в мг	Размеры гусениц ***: ширина головной капсулы в мм	Размеры гусениц ***: длина тела в мм	Размеры гусениц ***: вес в мг
I возраст							
Хвоя лиственницы	1	10	168	5	1,0	10,7	15,0
	2	11	230	5	1,1	9,5	11,0
» пихты	1	11	186	9	1,0	10,0	13,0
	2	11	272	14	1,0	9,0	12,5
» кедра	1	10	361	16	1,0	9,0	14,0
	2	11	300	12	1,0	10,0	13,0
» ели	1	12	232	12	1,0	9,0	12,0
	2	12	344	12	1,0	9,5	14,0
» сосны	1	11	328	13	1,0	10,0	11,0
	2	18	511	17	1,0	9,0	12,0
II возраст							
Хвоя лиственницы	1	7	235	30	1,6	15,2	41,5
	2	7	229	31	1,5	15,5	41,0
» пихты	1	7	238	35	1,4	14,0	40,0
	2	7	249	34	1,6	15	33
» кедра	1	7	345	51	1,5	15	36
	2	7	307	39	1,6	15	37
» ели	1	7	233	30	1,6	14	30
	2	8	322	38	1,6	15	40
» сосны	1	10	485	32	1,5	15	31
	2	10	337	38	1,5	15	35
III возраст							
Хвоя лиственницы	1	10	287	89	2	22	124
	2	13	297	82	2	22	124
» пихты	1	11	341	124	2	21	88
	2	14	527	174	2,1	21	107
» кедра	1	10	466	148	2,2	22	122
	2	12	440	129	2,1	22	107
» ели	1	10	407	116	2	21	80
	2	12	476	153	2	21	100
» сосны	1	11	491	118	2,2	22	107
	2	12	496	150	1,9	21	108
IV возраст							
Хвоя лиственницы	1	15	374	244	3,0	33	389
	2	14	402	260	3,0	32	357
» пихты	1	16	496	371	2,8	30,5	297
	2	14	486	369	2,7	29,0	275
» кедра	1	13	179	101	3,0	26,0	160
	2	14	539	348	2,9	30,0	320
» ели	1	11	417	279	3,0	29	197
	2	—	—	—	3,0	27	239
» сосны	1	20	827	589	2,8	31	304
	2	11	419	317	3,0	30	269

Таблица 3 (продолжение)

Пища гусениц	№ садка	Колич. дней развития *	Экскременты: колич. **	Экскременты: вес в мг	Размеры гусениц ***: ширина головной капсулы в мм	Размеры гусениц ***: длина тела в мм	Размеры гусениц ***: вес в мг
V возраст							
Хвоя лиственницы	1	14	254	557	4,0	48	1008
	2	15	281	576	3,7	43	882
» пихты	1	18	344	554	3,7	42	883
	2	89/67	523/525	1639	3,2	34	400
» кедра	1	11	464	471	3,2	36	454
	2	14	369	522	4,0	47	1130
» ели	1	—	—	—	3,7	37	412
	2	15	400	606	3,6	36	490
» сосны	1	86/33	535/324	—	3,5	32	430
	2	40/50	566/132	1118	3,5	34	610
VI возраст							
Хвоя лиственницы	1	56/53	408/267	7560	5	—	2800
	2	Гусеница после 46 дней отказа от пищи погибла 12.XI 1949					
» пихты	1	67/65	350/360	8552	4,7	66	2330
	2	Гусеница погибла 1.I 1950 на V возрасте					
» кедра	1	58/54	801/149	7790	4,0	65	1390
	2	75/88	437/567	7670	4,9	42	1780
» ели	1	64/90	589/315	—	4,0	35	530
	2	26/65	509/0	—	4,1	Гусеница погибла 10.XII 1949	
» сосны	1	Гусеница погибла 8.XII 1949 на V возрасте					
	2	» » 3.I 1950, прожив на VI возрасте 59 дней					
VII возраст							
Хвоя лиственницы	1	—	—	—	—	—	—
	2	—	—	—	—	—	—
» пихты	1	—	—	—	—	—	—
	2	—	—	—	—	—	—
» кедра	1	25	516	4230	5,0	7,0	3170
	2	—	—	—	—	—	—
» ели	1	Гусеница погибла 9.I 1950					
	2	—	—	—	—	—	—

Таблица 3 (продолжение)

Пища гусениц	№ садка	Колич. дней развития*	Экскременты: колич.**	Экскременты: вес в мг	Размеры гусениц ***: ширина головной капсулы в мм	Размеры гусениц ***: длина тела в мм	Размеры гусениц ***: вес в мг
Итого на стадии гусеницы							
Хвоя лиственницы	1	112/53	1993	8485	—	—	—
	2	—	—	—	—	—	—
» пихты	1	131/64	2315	9645	—	—	—
	2	—	—	—	—	—	—
» кедра	1	134/54	3281	12807	—	—	—
	2	137/88	2950	8720	—	—	—

* В числителе — число дней питания, в знаменателе — число дней без питания (диапауза).

** В числителе — количество экскрементов, выделенных гусеницей до диапаузы, в знаменателе — после диапаузы.

*** В конце каждого возраста, т. е. перед новой линькой.

Таблица 4

Итоговые данные по развитию сибирского шелкопряда в индивидуальных садках

Пища гусениц	№ садка	Куколка: пол	Куколка: вес в г	Дата выхода имаго	Продолжительность полного цикла развития, дней*
Хвоя лиственницы	1	♀	2,130	30.XII	147/53
» пихты	1	♀	2,200	17.I	154/64
» кедра	1	♂	2,420	21.I	168/54
» »	2	♀	1,460	16.II	160/88

* В числителе — число дней питания, в знаменателе — число дней без питания.

V и VI возрастов, но затем вдруг в массе (в начале сентября) начали отказываться от пищи, о чем мы судили по отсутствию экскрементов в садках. При повышении температуры воздуха до 25—28° гусеницы также не питались. Они становились малоподвижными, у них очищался кишечный тракт, но с образованием характерной «пробки». Это была диапауза.

В дальнейшем указанное явление у гусениц на хвое разных пород протекало неодинаково (табл. 5). Наиболее длительным оно оказалось у гусениц, воспитывавшихся на хвое лиственницы (49 дней), затем — на

Таблица 5

Сравнительные данные в конце развития гусениц в общих садках

Показатели	Питание гусениц хвоей				
	лиственницы	пихты	кедра	ели	сосны
Число гусениц, закончивших развитие	8	8	4	5	2
Число дней от момента вылупления гусениц до коконирования	177—208	183—201	166—199	193—197	201—210
Из них число дней, в течение которых гусеницы не питались	49 (6.IX—24.X)	40 (10.IX—20.X)	32 (15.IX—16.X)	22 (11.IX—2.X)	17 (13—30.IX)
Среднее количество экскрементов, выделенных одной гусеницей	1921,4* / 605,2	2212,0 / 578,5	2469 / 793	2654 / 770	2352 / 644
Соотношение гусениц по возрасту до диапаузы в %	V—30, VI—70	V—25, VI—75	V—70, VI—30	V—62,5, VI—37,5	V—100
Ширина головной капсулы гусеницы последнего возраста в мм	4,9—5,2	4,9—5,2	5,0—5,2	5,0—5,2	5,0—6,0
Соотношение полов, выявленное на стадии куколки в %:					
самки	87,5	50,0	50,0	20,0	50,0
самцы	12,5	50,0	50,0	80,0	50,0
Средний вес куколок в г	2,58** / 1,65	2,5 / 1,75	2,72 / 1,83	1,95	2,21 / 1,6

* В числителе — до диапаузы, в знаменателе — после диапаузы.
** В числителе — средний вес куколок самок, в знаменателе — самцов.

хвое пихты (40 дней), на хвое кедра (32 дня), и менее продолжительным у гусениц, воспитывавшихся на хвое сосны (17 дней) и ели (22 дня). Возрастное соотношение гусениц к моменту диапаузы было следующим (табл. 5): на лиственнице и пихте были преимущественно гусеницы VI возраста (70—75%) и меньше V возраста, на кедре и ели, наоборот, больше V возраста и меньше VI; на сосне все гусеницы были V возраста. Отсюда видно, что гусеницы тем упорнее и продолжительнее отказывались от пищи (диапаузировали), чем лучше они были упитанны и чем старше были по возрасту. Наоборот, наиболее истощенные из-за предшествующего недоедания гусеницы (воспитывавшиеся на хвое сосны и ели) диапаузировали менее продолжительно, и большинство их впоследствии погибло, не закончив развития (табл. 3, 4 и 5).

О причине, вызвавшей диапаузу у подопытных гусениц в V и VI возрастах, притом только в сентябре, следует сказать, что объяснение ее действием только одного светового фактора, т. е. эффектом «короткого дня» (Данилевский и Глинянная, 1949; Гейспиц, 1949), кажется нам недостаточным. Наши опыты проводились в таежной деревне, и садки с гусеницами помещались в комнате с более или менее хорошим освещением. Стало быть, гусеницы в конце августа и в начале сентября подвергались освещению ежесуточно не менее 14 час. подряд. Между тем у гусениц соснового шелкопряда диапаузу в экспериментальных условиях удавалось получить (Данилевский и Глинянная, 1949) также в любом возрасте, но путем воздействия на них более коротким (9-часовым) освещением, а у гусениц совки Acronicta rumicis (Гейспиц, 1949) диапауза наступала лишь при 9- и 12-часовом освещении (100% случаев). Наступление диапаузы у гусениц еще в начале осени вызвано, надо полагать, комплексом факторов: светом (более слабые по интенсивности освещения дни начала осени по сравнению с летними днями), температурой (имеется в виду некоторое колебание ее в течение суток за счет ночных похолоданий в природе) и пищей (изменение ее химического состава).

Отказ гусениц от пищи мы наблюдали не только в 1949, но и в 1948 г., когда воспитывали в лабораторных условиях гусениц сибирского шелкопряда, выведенных из природных кладок (в начале августа). Эти гусеницы к середине сентября успевали дорасти до II и III возрастов (табл. 6), но потом дружно впадали в состояние диапаузы, которое длилось у них примерно 20 дней (до 10 октября). Замечательно, что дальнейшее их развитие в условиях лабораторного режима и коротких зимних дней идет беспрепятственно и завершается стадией имаго в мае и июне, т. е. весь цикл развития (от яйца до имаго) укладывается в 10,5—11 месяцев. В тех случаях, когда молодые гусеницы были собраны в лесу в конце сентября (во II возрасте), они при переводе на лабораторный режим отказывались от пищи в течение примерно 10 дней. Однако дальнейшее их развитие шло неравномерно: около 75% гусениц заканчивало его в июне и июле (цикл — 11,5—12 месяцев), а 25% — в декабре (цикл — 16,5—17 месяцев). При этом последние на VI и VII возрастах также впадали в состояние диапаузы приблизительно на 20 дней (с 20 сентября по 10 октября). Некоторое удлинение срока развития у части лабораторных гусениц объясняется, очевидно, влиянием искусственных условий. Но заслуживающим внимания является здесь то, что эти гусеницы с наступлением осеннего периода снова, во второй раз, диапаузировали. Это говорит о том, что миновать без диапаузы осеннее время гусеницы сибирского шелкопряда не могут, хотя бы они и находились в условиях более или менее постоянной температуры и влажности воздуха.

Об этом же говорит и следующий факт. В течение всех летних месяцев нелётного 1950 г. нами периодически собирались в лесу и переводились на лабораторный режим[4] средневозрастные гусеницы этого вреди-

[4] С целью выведения паразитов нелётного года.

теля, т. е. гусеницы, уже раз перезимовавшие. С наступлением осени, также во второй половине сентября, эти гусеницы (теперь уже старших возрастов) диапаузировали (не питались в течение 20 дней — с 20 сентября по 10 октября) и только после этого заканчивали развитие (в декабре).

С другой стороны, все наши опыты по лабораторному содержанию гусениц сибирского шелкопряда говорят о том, что диапауза не является приуроченной к какому-либо определенному возрасту, а наступает на любом из них, как только подходит осенний период.

Далее, из табл. 3 видно, что гусеницы шелкопряда наиболее прожорливы в последних возрастах. Эти данные вполне соответствуют наблюдениям в естественных условиях: гусеницы вредителя сильнее повреждают деревья осенью, перед уходом на вторую зимовку, и особенно сильно — весной следующего года, перед окукливанием, когда они, как и осенью, находятся в последнем возрасте. Этот период связан у них с накоплением резервных веществ (жирового тела), необходимого для прохождения следующих стадий развития.

Опыты в индивидуальных садках, кроме того, показали, что гусеницы вредителя на кедре линяют — самки пять, а самцы шесть и даже семь раз. По ширине головных капсул те и другие вплоть до V возраста почти не различаются и вполне укладываются в шкалу, принятую раньше для определения возрастов (Флоров, 1948). На VI возрасте, однако, наблюдается уже заметное расхождение: гусеницы — будущие самки имеют ширину капсул 4,7—5,2 мм, а гусеницы-самцы — всего 4,0—4,2 мм. Последние до окукливания линяют еще раз и на последнем, т. е. VII, возрасте имеют капсулу уже в 5,0 мм шириной. Поэтому старая шкала для определения возрастов гусениц, начиная с конца нелётного года (с VI возраста), не пригодна [5].

Подобные опыты проводились нами и с гусеницами лиственничной популяции в Качугском районе (1948 г.), но только на хвое трех пород — лиственницы, сосны и ели (кедра и пихты поблизости не было). Ввиду поздней закладки опытов, наблюдения проводились всего в течение 1 месяца, тем не менее результаты (табл. 6) были определенные и такие же, т. е. на хвое лиственницы гусеницы росли лучше, были крупнее и тяжелее, нежели на хвое сосны и ели. Точно так же на лиственнице гусеницы выделили меньшее количество экскрементов, чем на других породах. Однако сосна тогда заняла второе место — впереди ели. С другой стороны, обращает на себя внимание то, что на хвое ели гусеницы как кедровой, так и лиственничной популяции выделяют за один и тот же промежуток времени экскрементов больше, чем на всех других породах (табл. 2, 5 и 6).

Таблица 6

Рост гусениц лиственничной популяции за один месяц кормления

(Со 2 августа по 3 сентября 1948 г.)

Пища гусениц	Число гусениц		II возраст		III возраст		Колич. экскрементов, выделенных 1 гусеницей
	в начале опыта	в конце опыта	колич.	средн. вес 1 гусеницы в г	колич.	средн. вес 1 гусеницы в г	
Хвоя лиственницы	20	14	10	26,6	4	63,0	808
„ сосны	20	15	9	25,5	6	37,1	896
„ ели	20	19	11	20,0	8	36,5	1207

[5] Чтобы окончательно разобраться в возрастах гусениц сибирского шелкопряда, желательно повторить эти опыты и на гусеницах лиственничной популяции.

Все это, очевидно, говорит о том, что сосна и ель как пищевые объекты для гусениц сибирского шелкопряда не типичны и почти равны по значению.

Заключение

Влияние ассортимента пищи на рост и развитие гусениц сибирского шелкопряда сказывается очень сильно. Лучше растут и развиваются гусеницы на хвое лиственницы, затем пихты, средне — на хвое кедра и хуже всего — на хвое ели и сосны, притом независимо от того, имеем ли мы дело с лиственничной или с кедровой популяцией. Поэтому гусеницы на хвое лиственницы достигают к концу стадии наибольших размеров и веса и дают затем наиболее крупных и тяжеловесных куколок (до 6 г), а во взрослой стадии обнаруживают наибольшую плодовитость (до 826 яиц); на хвое кедра гусеницы имеют средние размеры и среднюю плодовитость (до 400 яиц), а на хвое ели и в особенности сосны они недоразвиваются, большинство их гибнет от чрезмерного истощения, и если некоторые из них все же заканчивают развитие, то дают особей с очень низкой плодовитостью.

Сказанное позволяет говорить о пищевой специализации у сибирского шелкопряда только по отношению к лиственнице и отчасти пихте. Тем не менее шелкопряд может развиваться нормально и на хвое кедра; в кедровых насаждениях он часто даже дает вспышку массового размножения. Таким образом, в природных условиях нет такой специализации, которая давала бы право утверждать, что у этого вида существуют две расы — лиственничная и кедровая. Экологическое разграничение этих популяций еще не произошло.

Указания некоторых исследователей о том, что в кедровых насаждениях вредитель якобы не трогает лиственницы, а в лиственничных — кедра, вызваны, очевидно, недоразумением. По всей вероятности, авторы наблюдали подобное явление только в кедровиках, где вредитель уже «прошел», оголил все деревья, в том числе и лиственничные, но последние затем восстановили хвою и сохранились зелеными среди усохших деревьев основной породы. Обратное явление — когда в лиственничном насаждении могли оставаться нетронутыми кедры,— по нашему мнению, не соответствует действительности, по крайней мере, в лесах Восточной Сибири. Если вспышка массового размножения шелкопряда возникнет где-нибудь в лиственничном насаждении, отстоящем от кедровых на небольшом расстоянии, то инвазия на территорию последних вполне возможна.

У гусениц сибирского шелкопряда в осеннее время наблюдается диапауза в любом возрасте, в том, какого они достигнут в это время. Объяснение этого явления действием лишь одного светового фактора вызывает большое сомнение. Скорее всего диапауза наступает как результат действия целого комплекса факторов (света, температуры и пищи). У гусениц, воспитанных в лабораторных условиях, явление диапаузы протекает тем продолжительнее, чем они упитаннее и старше.

Литература

Данилевский А. С. и Глинянная Е. И., 1949. О влиянии соотношения темных и светлых периодов суток на развитие насекомых, ДАН СССР, т. LXVIII, № 4.
Гейспиц К. Ф., 1949. Свет как фактор, регулирующий цикл развития соснового шелкопряда, ДАН СССР, т. LXVIII, № 4.
Казанский К. А., 1928. Кедровый шелкопряд как вредитель лесов Бурят-Монгольской республики, Изд-во «Защита раст.».
Флоров Д. Н., 1948. Вредитель сибирских лесов, Огиз, Иркутск.

ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

ТОМ XXXIV 1955 ВЫП. 4

ОБЗОР ПАЛЕАРКТИЧЕСКИХ ВИДОВ КОМАРОВ-ДОЛГОНОЖЕК (DIPTERA, TIPULIDAE) ИЗ ГРУППЫ TIPULA AINO ALEX.

Е. Н. САВЧЕНКО

Украинский научно-исследовательский институт соцземледелия

В пределах Палеарктики до сих пор был известен только один близкий Tipula (Yamatotipula) aino Alex. вид комара-долгоножки, а именно — T. protrusa Alex. Ниже дается описание еще двух новых видов из группы T. aino Alex. Таким образом, в настоящее время в эту группу входят четыре вида. Не исключено, однако, что со временем число их увеличится.

Для видов группы T. aino Alex. характерны следующие общие признаки. Тело среднего размера, реже крупное. Основная окраска коричневато-желтых тонов. Лобный бугорок крупный, но плоский, с глубокой бороздкой вдоль середины и с косыми бороздками по бокам. Рыльце массивное, в полтора-два раза длиннее своей ширины при основании; нос длинный, с тупой вершиной, не короче или лишь немного короче половины длины рыльца. Усики 13-члениковые, сравнительно короткие или средней длины — загнутые назад, самое большее почти достигают оснований крыльев; первый членик жгутика в полтора раза длиннее второго и немного короче первого основного членика усиков; вершинный (13-й) членик усиков не длиннее половины предвершинного или микроскопический; членики жгутика, начиная со второго, цилиндрические, обычно двухцветные, бурые с желтоватыми поясками на очень слабо утолщенных основаниях; реже жгутик весь темный; бо́льшие из жестких щетинок в розетках примерно равны длине соответствующих члеников.

Прескутум с четырьмя более темными продольными полосами, снабженными затемненными краевыми каемками; внутренние полосы на всем протяжении слиты и лишь у одного вида разделены в средней части узким просветом основного фона. Скутеллум и постскутум обычно с темной срединной линией.

Формула шпор 1—1—2 или 1—2—2; коготки (самец) с зубчиком при основании.

Крылья дымчатые, коричневато-серые, иногда с более темным костальным полем, окаймленным сзади светлой полупрозрачной полосой; вершинные поперечные жилки, а иногда также Cu с буроватой каймой. Глазок светлокоричневый, неявственный. Обширная лунка заполняет по меньшей мере вершины ячеек R и M, часть дискоидальной ячейки и основание ячейки M_3, нередко распространяясь дистально на большую часть ячейки R_4 и на основания ячеек M_1 и M_2; у двух видов вдоль Cu тянется довольно широкая светлая полупрозрачная полоса. Rs длинный, в два-два с половиной раза длиннее m — cu; R_2 нормальная, r явственная, но короче как основного изгиба R_{1+5}, так и r — m; дискоидальная ячейка очень узкая и длинная; стебелек ячейки M_1 короткий или очень короткий, не длиннее, а часто значительно короче $^1/_3$—$^1/_4$ длины развилка; M_{3+4} разветвляется немного впереди основания дискоидальной ячейки, m — cu ответвляется обычно от M_4 перед местом разветвления M_{3+4}; ячейка M_4 короткостебельчатая, реже сидячая. Продольные жилки в вершинной части крыльев лишь со сравнительно короткими и обычно неявственными макротрихиями.

Брюшко всегда с темными боковыми полосами, но без темной спинной полосы; спинка брюшка и вершинные стерниты обычно в более или менее явственном сером налете.

Гипопигий (рис. 1, *а*, *б*) сравнительно слабо утолщен и обычно загнут вверх. Тергит и стернит сегмента IX спаяны в одно цельное генитальное кольцо.

Lam. term. sup. сзади у одного вида с тремя выступами (рис. 2, *а*), у остальных — с одним, довольно крупным, срединным выступом, вершина которого обычно гладкая, лаково-черная, а боковые края нередко вооружены массивным зубцом (рис. 3, *а*, 4, *а* и 5, *а*). Lam. term. inf. крупная, вершина ее с каждой стороны вытянута назад в более или менее прямоугольный или округлый выступ; обособленных плевритов нет; app. ext. inf. имеются только у одного вида. Lam. bas. inf. простая.

App. sup. (рис. 2, *б*, 3, *б*, 4, *б* и 5, *б*) светлые, овальной или широколанцевидной формы; задний край их в верхней части обычно выемчатый, а в нижней над основанием нередко с крупным полукруглым, языковидным или тупозубцевидным выступом. Массивные, вытянутые в высоту app. interm. (рис. 3, *в*, 4, *в* и 5, *в*) состоят из трех отделов; задний (второй) и средний (третий) отделы крупные, с загнутыми вперед вершинами, передний (четвертый) отдел рудиментарный — в виде узенького стреженька или небольшой пластинки с усаженной щетинками вершиной.

Ввиду того что самки описаны пока только для двух видов группы, строение их яйцеклада еще недостаточно исследовано.

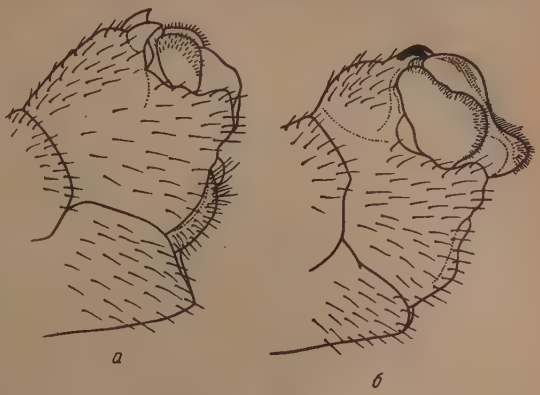


Рис. 1. Гипопигий, вид сбоку

а — Tipula (Yamatotipula) aino Alex., *б* — T. (Y.) protrusa Alex.

В пределах подрода Yamatotipula Mats. видам группы T. aino Alex. близки, с одной стороны, виды группы T. lateralis (Meig.) Tonn. и, с другой, — виды группы T. sempiterna Alex.

От известных автору видов группы T. lateralis (Meig.) Tonn. представители группы T. aino Alex. хорошо отличаются сравнительными размерами члеников усиков: у первых (самцы) основной членик жгутика в два-три раза длиннее, у вторых несколько короче первого основного членика усиков.

Рис. 2. Tipula (Yamatotipula) aino Alex.

а — lam. term. sup., вид сверху, *б* — ле ыи app. sup., вид снаружи

От обеих упомянутых выше групп видов, кроме ряда других признаков, имеющих второстепенное таксономическое значение, виды группы T. aino Alex. хорошо отличаются строением гипопигия, особенно lam. term. sup., которая сзади снабжена у них тремя или одним непарным срединным выступом с гладкой вершиной, лишенной микроскопических черных шипиков, характерных для видов группы T. lateralis (Meig.) Tonn. У видов группы T. sempiterna Alex. задний край lam. term. sup. с двумя опушенными выступами. Кроме того, виды группы T. aino Alex. резко отличаются от видов группы T. sempiterna Alex. более обширными светлыми участками на крыльях.

Обращает на себя внимание сходство lam. term. sup. гипопигия T. aino Alex. с таковой у T. moesta Ried. и T. chonsaniana Alex. У последних сходно устроены также app. interm. гипопигия; сходство выступает особенно наглядно, если допустить, что у этих видов задний (второй) отдел app. interm. подвергался редукции и сместился на наружную поверхность среднего (третьего) отдела.

Из всех видовых комплексов подрода Yamatotipula Mats. виды группы T. aino Alex. ближе всего видам подрода Acutipula Alex. С последними их сближают длинные жесткие щетинки в розетках на члениках жгутика усиков и тенденция к редукции макротрихий на продольных жилках в вершинной части крыльев. Единственными надежными признаками, позволяющими достоверно отличить представителей группы T. aino Alex. от представителей подрода Acutipula Alex., являются, кроме строения гипопигия, длинный Rs и более проксимальное положение развилка M_{3+4} в дискоидальной ячейке (в подроде Acutipula Alex. Rs короткий, обычно не длинее m — cu, а M_{3+4} разветвляется ближе к середине дискоидальной ячейки).

Ареал видов группы T. aino Alex. ограничен, повидимому, крайним востоком, юго-востоком и центром Палеарктики, а также центральной и северной частями Индо-Малайской области. Палеарктические виды группы распространены от востока и юго-востока Азии на запад до Алтая и Средней Азии; в Европе они пока не обнаружены.

Из четырех констатированных в СССР видов группы два встречаются на Дальнем Востоке и два — в Средней Азии; один среднеазиатский вид доходит на север до Алтая, а второй распространен также в Западном Китае (Цайдам).

Наиболее обширным и своеобразным является ареал T. aino Alex., охватывающий, кроме Советского Приморья и Северной Японии (о-в Хоккайдо), также Центральную Японию (о-в Хонсю) и на юге Азии распространяющийся на о-в Яву в Малайском архипелаге. Таким образом, он лишь слегка вклинивается в пределы Палеархеарктической провинции Палеарктики, в основном же приурочен к остальным частям востока Китайско-Гималайской подобласти и к Индо-Малайской области, т. е. к территориям, населенным третичной, сохранившей еще ряд миоценовых элементов фауной.

Тесная связь T. aino Alex. с этой фауной подчеркивается также тем обстоятельством, что наиболее близкий к нему вид — T. subnova Alex.— обитает тоже за пределами Палеарктики, на севере Индо-Малайской области (провинция Цзянсу, Восточный Китай).

Как самостоятельный вид T. aino Alex. сложился, очевидно, еще в третичном периоде и, во всяком случае, не позже плиоцена. Иначе он не мог бы встречаться одновременно на континенте и в более южных районах Японии, потерявших связь с континентом еще в плиоцене.

В фауне Приморья T. aino Alex. можно с полным правом рассматривать как третичный реликт, генетически связывающий фауну этой части СССР с более древними и менее изменившимися в четвертичном периоде фаунами востока Китайско-Гималайской подобласти Палеарктики и Индо-Малайской области.

В пределах более южных частей своего ареала T. aino Alex. настолько хорошо приспособлен к условиям существования, что является массовым видом, с личинками которого, повреждающими сельскохозяйственные растения, приходится вести борьбу.

Самый узкий ареал в группе T. aino Alex. имеет T. protrusa Alex., до сих пор не обнаруженный нигде, кроме крайнего юга Приморского края СССР. Этот вид значительно ближе остальным видам группы, чем T. aino Alex., образуя вместе с ними в группе, повидимому, одну генеалогическую ветвь, довольно далеко уклонившуюся в своем развитии от T. aino Alex.

Особенно близок дальневосточному T. protrusa Alex., встречающийся в Средней Азии и на Алтае T. subprotrusa Savtsh. sp. n.; несколько в стороне от них стоит среднеазиатский T. incana Savtsh., sp. n. Расхождение признаков этих трех видов пошло дальше всего в строении гипопигия. T. protrusa Alex. и T. subprotrusa Savtsh., sp. n., ареалы которых широко изолированы, различаются также окраской крыльев, а T. subprotrusa Savtsh., sp. n. и T. incana Savtsh., sp. n., современные ареалы которых частично, а может быть, и полностью совпадают, внешне почти не отличаются друг от друга.

Совершенно очевидно, что все три вида — звенья одной, повидимому, еще только сравнительно недавно разъединенной видообразовательным процессом цепи, исходным типом которой может служить T. protrusa Alex.

Подобные цепи генетически близких друг другу видов, тянущиеся от Дальнего Востока до Средней Азии, имеются и в других группах комаров-долгоножек, например в группе T. leucoprocta Mik из подрода Vestiplex Bezzi. Надо думать, что это результат одних и тех же историче-

ских процессов, под влиянием которых складывалась фауна южной части Советской Азии.

Весьма вероятно, что, в отличие от T. aino Alex., остальные три палеарктические вида группы — более позднего, позднетретичного или даже скорее четвертичного происхождения. Похолодание климата и тектонические горообразовательные процессы, обусловившие в четвертичном периоде резкое расчленение фауны Азии, в связи с изменениями среды обитания должны были неизбежно повести на значительной части территории к интенсивным видообразовательным процессам. Подвергшись меньшим изменениям на востоке и юго-востоке Азии, местная фауна западнее сильно изменилась, дав в Центральной и Средней Азии ряд новых, близких друг другу видов. Кроме групп T. aino Alex. и T. leucoprocta Mik, такие комплексы имеются также среди других видов рода Tipula L., например в группе T. (Lunatipula) zimini Savtsh., расчленившейся в Средней Азии на ряд близких друг другу, но вполне самостоятельных форм.

Самцы известных в настоящее время палеарктических видов группы T. aino Alex. могут быть определены по следующей табличке.

1(2). Крылья с контрастно затемненным костальным полем, непосредственно позади которого тянется светлая полупрозрачная полоса, заполняющая почти всю поверхность ячейки R и передний край ячейки M. Усики средней длины, загнутые назад, почти достигают оснований крыльев; членики жгутика стройные, начиная со второго — одноцветно чернобурые или коричневатые, в последнем случае с едва заметно затемненными основаниями; вершинный (13-й) членик усиков микроскопический. Формула шпор 1—1—2. Задний край lam. term. sup. гипопигия с тремя выступами (рис. 2, *а*); lam. term. inf. с очень крупными app. ext. inf., вершины которых направлены вверх . . . . . 1. **aino** Alex.

2(1). Костальное поле не темнее или лишь немного темнее остальной поверхности крыльев; непосредственно позади него нет светлой полупрозрачной полосы, ячейка R светлая лишь в вершинной части. Усики короткие, загнутые назад, далеко не достигают оснований крыльев; членики жгутика короткие и толстые, начиная со второго явственно двухцветные — бурые, с желтоватыми поясками при основании; вершинный (13-й) членик усиков равен половине длины предпоследнего. Формула шпор 1—2—2. Задний край lam. term. sup. гипопигия только с одним срединным выступом (рис. 3, *а*, 4, *а* и 5, *а*); lam. term. inf. без app. ext. inf.

3 (4). Крупный вид (длина тела свыше 20 мм). Первый основной членик усиков бурый, рыжеватый при основании. Внутренние прескутальные полосы в средней части разделены узким просветом основного фона; бока груди контрастно двухцветные — спереди черные, сзади желтые; крылья с резким коричневато-серым оттенком, без светлой полупрозрачной полосы на Cu. App. sup. гипопигия сзади в нижней половине с очень широким, почти полукруглым выступом (рис. 3, *б*) . . . . . 2. **protrusa** Alex.

4 (3). Виды среднего размера (длина тела до 18 мм). Первый основной членик усиков желтый, иногда со слегка затемненной вершиной. Внутренние прескутальные полосы слиты на всем своем протяжении; бока груди целиком серые, в задней части иногда чуть желтоватые; крылья с серым или бледнокоричневым оттенком и светлой полупрозрачной полосы на Cu. App. sur. гипопигия сзади с более узким языковидным или зубцевидным выступом (рис. 4, *б* и 5, *б*).

5 (6). Ячейка R_4 в основном темная, редко имеет очень неявственно просветленный участок в средней части; светлая полупрозрачная полоса на Cu неявственная. Срединный выступ заднего края lam. term.

sup. гипопигия (рис. 4, *а*) полуцилиндрический, без загнутого вверх тупо заостренного бугорка на вершине; app. sup. сзади над основанием со слегка скошенным вверх языковидным выступом (рис. 4, *б*). . . . . 3. **subprotrusa**, sp. n.

6 (5). Ячейка R_4 в основном светлая, полупрозрачная; светлая полупрозрачная полоса на Cu явственная. Срединный выступ заднего края lam. term. sup. гипопигия (рис. 5, *а*) уплощен, с тупым килем вдоль середины, заканчивающимся на вершине небольшим, загнутым вверх тупо заостренным бугорком; app. sup. сзади над основанием с тупозубцевидным выступом (рис. 5, *б*) . . . . 4. **incana**, sp. n.

ОПИСАНИЯ ОТДЕЛЬНЫХ ВИДОВ

1. Tipula (Yamatotipula) aino Alex.

Alexander, 1914, Canad. Entom., XLVI : 209

Самец. Вид среднего размера. Основная окраска светлокоричневая. Голова мышино-серая с расплывчатой бурой срединной линией [1], лобный бугорок широкий, но плоский, с глубокой срединной бороздкой, которая у более крупных и хорошо развитых экземпляров образует впереди середины длины лобного бугорка угловидный развилок, направленный открытой стороной назад; по бокам лобного бугорка — тоже по косой бороздке. Рыльце светлокоричневое, сверху в густом сером налете; длина рыльца примерно вдвое превосходит его ширину при основании; нос средней длины (немного короче половины длины рыльца), с тупой вершиной, несущей пучок направленных вперед золотисто-желтых щетинок.

Щупики желтовато-коричневые. Усики средней длины, загнутые назад, почти достигают оснований крыльев; членики жгутика стройные, удлиненные; первый примерно в полтора раза длиннее второго и почти равен первому основному членику усиков; вершинный (13-й) членик микроскопический; три первые членика усиков желтые, следующие — коричневые, с чуть затемненными и утолщенными основаниями; вершина жгутика затемнена; нередко весь жгутик, кроме первого членика, чернобурый; третий — шестой членики жгутика снизу очень слабо вырезаны; бо́льшие из жестких щетинок в розетках почти равны длине соответствующих члеников.

Переднеспинка буровато-серая, с коричневым диском. Прескутум буровато-серый, с четырьмя широкими коричневато-серыми или серовато-коричневыми продольными полосами, снабженными широкими, но нерезко выраженными буровато-коричневыми краевыми каемками; внутренние полосы на всем своем протяжении слиты друг с другом и в средней части сильно сближены, но нигде не соприкасаются с передними концами наружных полос. Скутум буровато-серый; каждая доля его с двумя крупными, но неявственными более темными участками, снабженными расплывчатой и крайне неявственной буроватой каймой; задние боковые углы скутума коричневатые, в редком сером налете; постскутум пепельно-серый. Бока груди в густом сером налете, который иногда на проплеврах, мезэпистернах, нижних половинах меронов и на тазиках имеет синеватый

---

[1] В первоописании сказано, что у T. aino Alex. голова черноватая, а спинка грудного отдела одноцветная, темнокоричневая, причем прескутум с тремя узкими более темными продольными полосами. Очевидно, типом Александеру служил неудовлетворительно сохранившийся, потемневший экземпляр T. aino Alex. Потемнение комаров-долгоножек — довольно частое явление при замаривании их парами эфира или хлороформа, при размачивании перед накалыванием на булавки, а также в случаях хранения в спирту. У всех экземпляров T. aino Alex., просмотренных автором этой статьи, голова и спинка окрашены в серые тона, как это указано в переописании.

оттенок; щетинок на боках груди нет. Дорсоплевральная перепонка грязно-коричневато-желтая.

Вертлуги, бедра и голени коричневато-желтые, лапки коричневые; вершины бедер и голеней умеренно широко, нередко неявственно затемнены. Формула шпор 1—1—2; коготки с крупным шипом при основании.

Очень далеко выступающие за вершину брюшка крылья дымчатые, коричневато-серые; основание и передний край крыльев, включая костальное поле, основания ячеек R и M, передний край ячейки R до места ответвления Rs, крупный и явственный глазок, основную половину ячейки R_1 и широкую кайму на основном изгибе R_{4+5} — темнокоричневые; более светлая коричневая кайма на r — m, m — cu и Cu. Непосредственно позади темного переднего края крыльев тянется светлая полупрозрачная полоса, занимающая бо́льшую часть ячейки R, включая всю вершинную треть ее длины, передний край ячейки M и основания ячеек R_3 и R_4; основная часть дискоидальной ячейки также светлая, полупрозрачная. Rs почти вдвое длиннее m — cu, R_2 нормальная, но короткая, r явственная, примерно такой же длины, как r — m, но короче основного изгиба R_{4+5}; дискоидальная ячейка длинная и узкая, стебелек ячейки M_1 равен $^1/_5$—$^1/_6$ длины развилка; m — cu ответвляется от M_4 немного впереди места разветвления M_{3+4}; ячейка M_4 короткостебельчатая. Продольные жилки в вершинной части крыльев с многочисленными, но довольно короткими и неявственными макротрихиями; крыловая чешуйка голая.

Жужжальца желтые с коричневой булавой.

Брюшко коричневато-желтое или желтовато-коричневое с широкими темнокоричневыми боковыми полосами, которые, сливаясь, распространяются на большую часть поверхности тергитов VI—VII; задние края тергитов узко, а боковые широко белесоватые. Стерниты коричневые.

Коричневато-желтый или буроватый гипопигий (рис. 1, *а*) не толще вершинных члеников брюшка. Тергит и стернит сегмента IX спаяны в одно цельное генитальное кольцо.

Удлиненная lam. term sup. (рис. 2, *а*) постепенно суживается к закругленной вершине; последняя с тремя выступами изменчивой формы и размера; средний выступ полуовальный или полукруглый, часто очень короткий, едва заметный; боковые выступы длинные, сдавленные латерально, с тупыми или заостренными вершинами. Диск lam. term. sup. в прилегающих золотисто-желтых волосках, более многочисленных и длинных перед вершиной тергита и на срединном выступе его заднего края.

Крупная lam. term. inf. сзади сужена и вытянута с каждой стороны назад в небольшой более или менее прямоугольный выступ; плевриты не обособлены. Стернит сзади с глубокой и довольно широкой выемкой, почти достигающей основания сегмента; большую часть выемки заполняют очень массивные app. ext. inf., направленные вверх вершины которых сужены и снабжены каждая пучком желтых щетинок.

Маленькие, почти белые app. sup. (рис. 2, *б*) имеют вид коротких широкоовальных пластинок с тупо заостренной вершиной.

App. interm. состоят из трех отделов; задний (второй) отдел к вершине утолщен и снабжен тут гребнем жестких прямых щетинок; в нижней части гребня щетинки направлены косо назад, в верхней части — косо вперед; поверхность отдела перед вершиной с группой примерно из 14 острых шипиков; средний (третий) отдел в виде очень массивной вертикальной пластинки, передний (четвертый) отдел очень маленький.

Lam. bas. inf. простая; задний край ее явственно отделяется от lam. term. inf.

Длина тела от 15, 5 до 20,5 мм, длина крыльев — от 18,5 до 21,5 мм; континентальные экземпляры обычно крупнее островных.

Самка во всем сходна с самцом. Вальвы очень массивные, листовидные, с тупо заостренными вершинами; церки стройные, с чуть расширенными вершинами .

Длина тела от 17,0 до 21,0 мм, длина крыльев от 17,0 до 20,0 мм.

СССР: Приморский край. Ряд пунктов по сборам Дьяконова, Мартынова, Мищенко, Старокадомского. Япония: о-в Хонсю, Цуруга (Рошковский).

Занимая обособленное положение в группе, T. aino Alex. резко отличается от других ее представителей рядом признаков: контрастно затемненным передним краем крыльев, окаймленным сзади широкой светлой полосой, одноцветным жгутиком усиков, трехвершинной lam. term. sup. и очень крупными app. ext. inf. гипопигия, которых у других видов группы вовсе нет.

В течение года T. aino Alex. развивается в двух поколениях: взрослые комары первого поколения летают в мае-июне, второго — в августе-сентябре. Самки откладывают яйца в почву. Личинки отмечены как вредители риса (Япония) и сахарного тростника (о-в Ява); вредная деятельность их наблюдается летом, с середины июня по сентябрь. Зимует T. aino Alex. в личиночной стадии.

2. Tipula (Yamatotipula) protusa Alex.

Alexander, 1933, Philipp. J. Sci., LII : 312

Самец. Крупный вид. Основная окраска светлокоричневая. Голова серая, лоб рыжеватый; темя со срединной продольной бороздкой, которая спереди углублена; лобный бугорок крупный, но уплощенный, с продольной срединной бороздкой и косыми бороздками по бокам. Рыльце средней длины (примерно в полтора раза длиннее своей ширины при основании), довольно массивное, рыжевато-коричневое, сверху в редком сером налете. Щупики чернобурые. Усики короткие и толстые, загнутые назад, далеко не достигают оснований крыльев; первый членик жгутика почти в полтора раза длиннее второго, но короче первого основного членика усиков; вершинный (13-й) членик равен половине длины предвершинного; оба основные членика усиков бурые, первый рыжеватый в основной половине или хотя бы при основании; первый членик жгутика рыжеватый, остальные чернобурые, с рыжеватыми поясками на чуть утолщенных основаниях; вершина жгутика затемнена, членики плотно сочленены друг с другом. Бо́льшие из жестких щетинок в розетках равны длине соответствующих члеников или немного длиннее их.

Переднеспинка серая, с коричневым диском. Прескутум серый, с четырьмя широкими, более темносерыми продольными полосами, узко окаймленными коричневым; внутренние полосы спереди и сзади слиты, а в средней части разделены просветом основного фона; скутум темносерый, задние боковые углы его широко коричневато-желтые; каждая доля скутума с двумя крупными черновато-серыми участками. Скутеллум коричневато-серый, с рыжеватой каймой; у отдельных особей он более одноцветно серый, со слабо намеченной коричневой срединной линией. Постскутум светлосерый, с рыжевато-желтой каймой. Плевры спереди (мезэпистерны) светлосерые, задние склериты светложелтые с отдельными серыми участками (крупное пятно на верхних передних углах мезэпимеров, нижняя половина меронов, пятна при основании передних и средних тазиков и задняя половина плевротергитов при основании дыхалец); дорсоплевральная перепонка более светлая, желтоватая.

Тазики рыжевато-желтые, в сером налете; вертлуги желтые; бедра и голени желтые, с узко зачерненными вершинами; лапки бурые. Формула шпор 1—2—2; коготки с крупным зубчиком при основании.

Выступающие за вершину брюшка крылья с резким коричневато-серым оттенком; крыловой глазок и костальное поле несколько темнее остальной поверхности крыльев; внутренний конец глазка желтый. Основание Rs, основной изгиб R_{4+5}, r — m и m — cu с буроватыми каемками. Характер жилкования, как у T. aino Alex., но Rs и стебелек ячейки M_1 более длинные — первый в 2,5 раза длиннее m — cu, а второй равен $^1/_3$ длины развилка M_{1+2}. Крыловая лунка явственная, но менее обширная, чем у T. aino Alex.; начинаясь перед глазком, она пересекает крайнюю вершину ячейки R, основание дискоидальной ячейки и чуть заходит в основание ячейки M_3; ячейка R_1, кроме крайней вершины, и ячейка M, а также все вершинное радиальное поле, включая основания ячеек R_2, R_3 и R_4, затемнены; основание ячейки A_1 и вершины ячеек R_4, M_1 и M_2 иногда чуть светлее. Продольные жилки в вершинной части крыльев с короткими и неявственными макротрихиями; крыловая чешуйка голая.

Жужжальца коричневато-желтые, с темной булавой.

Брюшко коричневато-желтое, с широкими, почти непрерывными, но нерезко ограниченными темными боковыми полосами; тергит 1 сзади в сером налете, тергит II — по бокам, у середины длины, а остальные при

основании — с узкими коричневыми поперечными штрихами. Боковые края тергитов очень широко, задние у́же белесоватые. Стерниты коричневые, предвершинные в густом сером налете.

Умеренно утолщенный гипопигий круто загнут вверх (рис. 1, *б*). Тергит и стернит сегмента IX спаяны в одно цельное генитальное кольцо.

Бурая, к вершине более светлая, коричневато-желтая lam. term. sup. (рис. 3, *а*) поперечная, в основной половине почти параллельносторонняя, в вершинной трети резко суживается в виде широкого треугольника; серединный выступ заднего края lam. term. sup. полуцилиндрический, широкий и сравнительно короткий, с перетяжкой в средней части; загнутые вниз боковые края выступа в средней части с тупым широким зубцом; вершина выступа, а иногда и большая часть его поверхности черные, лаково-блестящие без шипиков, вершинный край широко загнут вниз и снабжен в середине небольшой выемкой, ограниченной двумя широкими, но тупыми зубцами, видимыми только при рассматривании тергита сзади; вершина lam. term. sup. в направленных назад длинных желтых щетинках.

Lam. term. inf. крупная коричневато-желтая, с темными участками на боках; вершина lam. term. inf. сужена с каждой стороны в немного вытянутый назад округлый выступ; обособленных плевритов нет; стернит сзади с довольно широкой и глубокой, внизу внезапно суживающейся выемкой, ко дну ее почти непосредственно примыкает вторая треугольная выемка, просвет которой затянут желтоватой перепоночкой. App. ext. inf. нет. Lam. bas. inf. простая.

Крупные, светложелтые app. sup. (рис. 4, *в*) состоят из трех отделов; краем, тупой вершиной и очень широким, почти полукруглым выступом в нижней половине заднего края.

Коричневато-желтые, сильно вытянутые в высоту app. interm. (рис. 4, *в*) состоят из трех отделов; самый крупный задний (второй) отдел расширен к широко закругленной вершине и вытянут вперед в сильно вздутый бугровидный выступ; под этим выступом расположена небольшая полуовальная пластинка, несущая на вершине группу из трех-четырех коротких жестких щетинок; задний край отдела с желтым гребневидным выступом, наружная поверхность в передней части с несколькими косыми килями; основание с поперечным рядом щетинок; средний (третий) отдел ширококлювовидный, передний (четвертый) отдел прилегает к нижней части среднего в виде небольшого, утолщенного в средней части стерженька, усаженного очень длинными, но редкими щетинками.

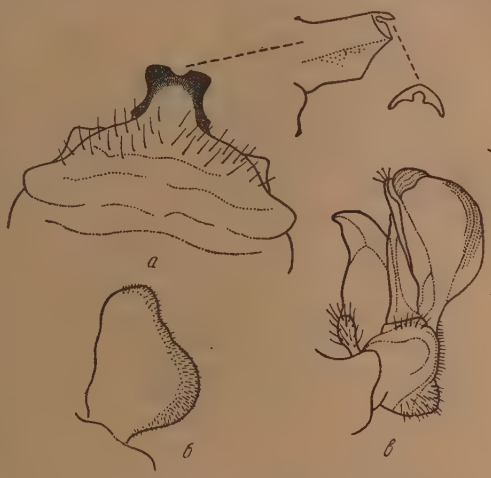


Рис. 3. Tipula (Yamatotipula) protrusa Alex.

а — lam. term. sup., вид сверху, *б* — левый app. sup., вид снаружи, *в* — левый app. interm., вид снаружи

Длина тела — от 21,0 до 25,0 мм, длина крыльев — от 20,0 до 22,0 мм.

Самка сходна с самцом, но крупнее его. Длина тела — около 25,0 мм, длина крыльев — от 22,0 до 23,0 мм.

СССР: Приморский край (Мартынов).

T. protrusa Alex. отличается от T. aino Alex. строением lam. term. sup. гипопигия, задний край которой имеет только один срединный выступ, отсутствием app. ext. inf. и двухцветными члениками жгутика усиков, а от всех видов группы — более крупными размерами тела, наличием узкого просвета основного фона между внутренними прескутальными полосами в средней части их длины, контрастно двухцветными — спереди серыми, сзади желтыми — боками груди, резким коричневато-серым оттенком крыльев и сравнительно небольшой крыловой лункой.

Из видов группы T. protrusa Alex. ближе всего к T. subprotrusa Savtsh., sp. n. из Средней Азии и с Алтая.

Биология T. protrusa Alex. не изучена.

3. Tipula (Yamatotipula) subprotrusa Savtshenko., sp. n.

Самец. Вид среднего размера. Основная окраска желтовато-серая. Голова спереди желтовато-серая, темя и затылок пепельно-серые, с неявственной темной срединной линией, которая спереди переходит в продольную бороздку. Крупный лобный бугорок сильно уплощен и раздвоен продолжением теменной бороздки; бока лобного бугорка с каждой стороны тоже с косой бороздкой. Рыльце средней длины (примерно в полтора раза длиннее своей ширины при основании), массивное, сверху рыжевато-желтое, в сером налете; крупный цилиндрический нос приблизительно равен половине длины рыльца. Основные членики шупиков бурые, вершинные — желтые. Усики толстые и короткие, загнутые назад, далеко не достигают оснований крыльев; первый членик жгутика примерно в полтора раза длиннее второго, но короче первого основного членика усиков; вершинный (13-й) членик равен половине длины предвершинного; первый основной членик желтый, в сером налете, нередко с буроватой вершиной, второй основной членик коричневатый, первый членик жгутика коричневато-желтый, с затемненной вершиной, остальные, кроме затемненных вершинных, двухцветные — коричневато-бурые с коричневато-желтыми поясками на слегка утолщенных основаниях; бо́льшие из жестких щетинок в розетках короче соответствующих члеников.

Переднегрудь желтовато-серая, диск переднеспинки с довольно широкой коричневато-бурой срединной линией. Прескутум желтовато-серый с четырьмя широкими, более темносерыми, коричневоокаймленными продольными полосами; внутренние полосы на всем протяжении слиты. Доли скутума серые, с неявственно затемненными дисками; скутеллум коричневато-серый, постскутум серый, первый с более широкой, но расплывчатой, второй с тонкой и явственной коричневато-бурой срединной линией, которая на задней покатости постскутума переходит в борозду. Бока груди и тазики одноцветно бледносерые.

Ноги желтые, вершины бедер и голеней довольно широко и явственно зачерчены; лапки, начиная с вершинной части первого членика, коричневатые. Формула шпор 1—2—2; коготки с маленьким зубчиком при основании.

Немного выступающие за вершину брюшка крылья сероватые, полупрозрачные, чуть темнее в костальном и вершинном радиальном полях. Очень неявственный глазок и каемки на основном изгибе R_{4+5}, r — m, m — cu и на вершинной части Cu коричневатые. Лунка в вершинной трети крыльев сравнительно узкая; начинаясь перед глазком, она пересекает далее вершину ячейки R, чуть заходит в вершину ячейки M, заполняет основание дискоидальной ячейки и заканчивается сзади при основании ячейки M_3; более светлые, полупрозрачные также средняя часть ячейки R_4, основание M_1 и кайма вдоль Cu в ячейке M. Rs длинный, почти в 2,5 раза длинее m — cu; R_2 нормальная, r явственная, немного короче как основного изгиба R_{4+5}, так и r — m, примерно равных между собою по длине; стебелек ячейки M_1 равен $^1/_5$—$^1/_4$ длины развилка; дискоидальная ячейка очень длинная и узкая; M_{3+4} разветвляется немного впереди от основания дискоидальной ячейки; m — cu ответвляется от M_{3+4} перед ее разветвлением; ячейка M широко сидячая. Продольные жилки в вершинной части крыльев со сравнительно немногочисленными и неявственными макротрихиями.

Жужжальца грязно-желтые, с бурой булавой.

Брюшко рыжевато-серое, с широкими, снизу четко ограниченными, а сверху размытыми буровато-коричневыми боковыми полосами, которые узко прерваны при основании отдельных тергитов; тергит II сбоку у середины, а остальные — у основания с узкими чернобурыми поперечными штрихами; задние края тергитов узко, боковые широко белесоватые; стерниты серые, задние края их узко белесоватые.

Буровато-серый гипопигий чуть утолщен и загнут вверх. Тергит сегмента IX спаян со стернитом в цельное генитальное кольцо.

Серовато-бурая lam. term. sup. (рис. 4, *а*) поперечная, слабо выпуклая; в основной половине она почти прямоугольная, в вершинной — резко сужена в виде широкого треугольника; задний край lam. term. sup. в середине с довольно длинным, суженным

при основании и слегка расширенным к вершине полуцилиндрическим выступом, боковые края которого загнуты вниз и при основании вооружены направленным вниз крупным зубцом; выпуклая поверхность выступа вся или, по меньшей мере, в вершинной части черная, лаково-блестящая, без микроскопических шипиков; вершина выступа в середине с маленькой выемкой, ограниченной двумя загнутыми вниз и видимыми только сзади зубчиками; диск lam. term. sup. сзади в почти прилегающих желтых щетинках.

Lam. term. inf. крупная, такого же типа, как и у других видов группы; стернит сзади с глубоким, но узким разрезом, достигающим примерно половины длины сегмента; тут разрез переходит в продольную бороздку, которая ниже вливается в треугольную выемку, затянутую белесоватой перепоночкой. App. ext. inf. нет.

Lam. bas. inf. простая, задний край ее широко белесоватый.

Крупные белесоватые app. sup. (рис. 4, *б*) в виде сравнительно узкой, но очень сильно вытянутой в высоту пластинки с широко закругленной вершиной; передний край их с очень широкой, но мелкой дуговидной выемкой, простирающейся от самой вершины до основания склерита; задний край слегка вогнут у середины длины, а над основанием с очень характерным, направленным назад и немного вверх языковидным выступом.

Крупные, сильно вытянутые в высоту app. interm (4, *в*) состоят из трех отделов; задний (второй) отдел перед вершиной расширен, широко закруглен и в передней четверти ширины глубоко раздвоен; каждая из долей вытянута на вершине в небольшой, загнутый вперед клювовидный выступ; основание отдела со щетинками, наружная поверхность с плоским вертикальным килем, передний край расширен в широкий зубцевидный выступ; средний (третий) отдел ширококлювовидный, с вытянутой вперед тупо заостренной вершиной и расширенным основанием; наружная поверхность его с косым, густо усаженным щетинками килем; передний (четвертый) отдел примыкает к нижней части среднего отдела в виде узкого, искривленного и усаженного довольно длинными щетинками стерженька.

Рис. 4. Tipula (Yamatotipula) subprotrusa Savtsh., sp. n.

а — lam. term sup., вид сверху. *б* — левый app. sup., вид снаружи, *в* — левый app. interm., вид снаружи

Длина тела — от 16,5 до 17,5 мм, длина крыльев — от 17,0 до 19,0 мм.

Самка. Похожа на самца, но значительно крупнее и массивнее его. Лобный бугорок более выпуклый, усики очень короткие, лишь немного длиннее головы и рыльца, взятых вместе, часто целиком желтые; бо́льшие из жестких щетинок в розетках почти равны длине соответствующих члеников.

Переднегрудь серовато-желтая, внутренние прескутальные полосы в передней части нередко желтоватые. Внутренние края долей скутума широко окаймлены желтоватым, желтоватые и их задние боковые углы. Брюшко не достигает вершины крыльев; окраска его более рыжеватая.

Светлые участки на крыльях более обширные и явственные, чем у самца; в частности, ячейка R_4 почти вся более светлая. Ячейка M_1 часто на необычно коротком, почти точечном стебельке, ячейка M_4 короткостебельчатая.

Яйцеклад сравнительно короткий, сдавленный с боков. Обе основные пластинки матовые, желтовато-серые, примерно такой же окраски, как прилегающая к ним часть брюшка; бока верхней основной пластинки коричневые. Церки и вальвы коричневато-рыжие, бока церков с продольным, слегка изогнутым килем, который тянется от самого их основания до закругленной и чуть загнутой вверх вершины; ланцетовидные вальвы достигают приблизительно середины длины церков.

Длина тела (с яйцекладом) — от 21,0 до 26,0 мм, длина крыльев — от 20,0 до 23,5 мм.

СССР: Алтайский край, долина р. Катуни близ Нижнего Уймона (Горбунов); Узбекская ССР, Ходжа-Ата-Су, Наманганской обл. (Дзен-

глитовская); Казахская ССР, Алма-Ата (Бируля); Чайсандак вблизи г. Мерке, Южно-Казахстанской обл., на высоте 2835 м над ур. м. (Гольбек); Киргизская ССР, Кара-Алма, Таласской обл. (Любищев); Таджикская ССР, Сталинабад (А. А. Штакельберг), Кзыл-Там на северо-западе Гиссарского хребта, на высоте 2080 м над ур. м. (Вельтищев), ущелье Кондара в долине р. Варзоба (Гуссаковский, Луппова).

Типы в коллекциях Зоологического института АН СССР (Ленинград).

T. subprotrusa Savtsh., sp. n. чрезвычайно близок T. protrusa Alex., но хорошо отличается от него рядом вполне устойчивых признаков. В частности, для T. subprotrusa Savtsh., sp. n. особенно характерны меньшие размеры тела, слитые на всем протяжении внутренние прескутальные полосы, одноцветно-серые бока груди, светлые сероватые крылья со светлой полупрозрачной полосой на Cu и скошенные вверх языковидные выступы над основанием заднего края app. sup. гипопигия, придающие последним своеобразный двулопастный вид; app. interm. имеют также характерное строение.

Алтайский экземпляр T. subprotrusa Savtsh., sp. n. отличается от всех остальных известных автору экземпляров этого вида резко выраженным синеватым оттенком основной серой окраски головы и груди; кроме того, внутренние прескутальные полосы у него слиты только в передней трети их длины, а на всем остальном протяжении разделены довольно широким промежутком основного фона и лишены с внутренней стороны темных краевых каемок. Вместе с тем пластические признаки и, в частности, строение гипопигия у алтайского экземпляра такие же, как и у типичных, в связи с чем его следует считать не более как цветной формой того же вида (var. coerulescens m.).

Летая в течение большей части лета (с начала мая до конца августа), T. subprotrusa Savtsh., sp. n. имеет, очевидно, два годовых, нерезко разграниченных или даже частично накладывающихся друг на друга поколения. По имеющимся в настоящее время данным, зона вертикального распространения этого вида ограничена высотами от 1000—1100 до 2800 м над ур. м.

4. Tipula (Yamatotipula) incana Savtshenko, sp. n.

Самец. Вид среднего размера. Основная окраска коричневато-желтая. Голова серая, затылок более темный, темя и лоб желтоватые; темная срединная полоса, начинаясь на затылке, спереди не достигает основания лобного бугорка; последний очень крупный и выпуклый, с глубокой бороздкой вдоль середины и с косыми бороздками по бокам. Рыльце длинное (примерно вдвое длиннее своей ширины при основании), желтое, сверху в сером налете; нос длинный (лишь немного короче половины рыльца) и массивный, с тупой вершиной, несущей пучок длинных щетинок. Щупики буровато-коричневые, средние членики при основании с желтым пояском. Усики короткие и толстые, загнутые назад, далеко не достигают оснований крыльев; форма и соотношение длины члеников усиков примерно такие же, как и у других видов группы; у светло окрашенных экземпляров оба основные членика желтые, первый в сером налете; у интенсивно окрашенных особей второй основной членик коричневатый; первый членик жгутика коричневато-желтый, желтый при основании, следующие двухцветные — бурые с желтоватыми поясками при основании; форма члеников жгутика цилиндрическая, основания их почти не утолщены; бо́льшие из жестких щетинок в розетках примерно равных длине соответствующих члеников.

Переднеспинка желтовато-серая. Прескутум серый, со слабым голубоватым оттенком и с четырьмя несколько более темносерыми продольными полосами, снабженными явственными и широкими коричневатыми краевыми каемками; более узкие внутренние полосы на всем своем про-

тяжении слиты. Скутум серый, доли его каждая с двумя черновато-серыми участками: более крупным задним и меньшим — передним. Скутеллум и постскутум коричневые, в густом сером налете, первый с широкой, но неявственной, второй с тонкой и более четкой коричневой срединной линией. Бока груди голубовато-серые, мезэпимеры и плевротергиты более желтоватые.

Далеко выступающие за вершину брюшка крылья прозрачные, светлокоричневатые, с более желтым костальным полем; крыловой глазок неявственный, бледнокоричневый, лишь немного темнее вершинной части крыльев; вершинные поперечные жилки с коричневой каймой. Широкая и явственная светлая лунка, начинаясь перед глазком, пересекает вершины ячеек R и M, заполняет почти всю дискоидальную ячейку, распространяясь дистальнее на бо́льшую часть поверхности ячейки R_1 и на основания ячеек M_1, M_2 и M_3; в ячейке M вдоль Cu тянется светлая полупрозрачная полоса; у отдельных экземпляров эта полоса из вершины ячейки M распространяется в виде узких светлых каемок вдоль M_4 и вершинной части Cu до наружного края крыла. В целом кажется, что крыло разделено вдо́ль на две половины светлой полупрозрачной полосой, дающей на уровне дискоидальной ячейки развилок, направленный верхней ветвью к переднему, а боковой ветвью к наружному краю крыла. Rs средней длины — примерно в полтора раза длиннее m — cu; R_2 нормальная, r длинная, почти такой же длины, как основной изгиб R_{4+5} или r — m; дискоидальная ячейка сравнительно узкая и длинная; стебелек ячейки M_1 равен примерно $^1/_3$—$^1/_4$ длины развилка; M_{3+4} разветвляется чуть впереди от основания дискоидальной ячейки; m — cu ответвляется от M_4 впереди от места разветвления M_{3+4}; ячейка M_4 явственно стебельчатая. Продольные жилки в вершинной части крыльев с единичными неявственными макротрихиями; крыловая чешуйка голая.

Рис. 5. Tipula (Yamatotipula) incana Savtsh, sp. n.

а — lam. term. sup., вид сверху, *б* — левый app. sup., вид снаружи, *в* — левый app. interm., вид снаружи

Жужжальца желтые, с коричневой булавой.

У типа имеются только средняя и задняя пары ног. Тазики желтые, в сером налете; вертлуги, бедра и голени желтые; вершины бедер явственно и широко, а голеней у́же и неявственно коричневатые; лапки, кроме желтоватого основания первого членика, коричневатые. Формула шпор, повидимому, 1—2—2; коготки с зубчиком при основании.

Брюшко светлокоричневато-желтое, в редком сером налете, с широкими, но нерезко очерченными боковыми полосами, которые, начинаясь в задней части тергита II, достигают вершины брюшка; при основании и у вершины отдельных сегментов боковые полосы широко прерываются; боковые края тергитов широко, а задние узко белесовато-желтые; тергит II у середины длины, а следующие при основании с длинными коричневыми поперечными штрихами на боках. Стерниты желтовато-коричневые, задние края их с довольно широкой желтоватой каемкой.

Слегка утолщенный и загнутый вверх гипопигий в основном коричневый. Тергит и стернит сегмента IX спаяны в цельное генитальное кольцо.

Lam. term. sup. (рис. 5, *а*) поперечная, коричневато-бурая, к вершине — коричневато-желтая, с выпуклыми боковыми краями; диск ее сзади с короткими щетинками, задний край с широким и сравнительно длинным коричневато-желтым выступом, поверхность которого вдоль середины с тупым килем; вершина выступа трехдольная, средняя доля в виде округлого или тупо заостренного, слегка загнутого вверх бугорка; боковые доли широко закруглены и снабжены сбоку у вершины небольшим зубчиком; боковые края выступа при основании без зубца; у некоторых экземпляров срединный киль выступа укорочен и выступ на вершине снабжен выемкой.

Lam. term. inf. крупная, вершина и нижняя часть ее желтые; стернит сзади с глубокой и довольно широкой треугольной выемкой, достигающей примерно середины длины стернита; от дна выемки вниз идет короткая бороздка, которая вливается во вторую, тоже треугольную, но меньшую выемку, затянутую светлой перепоночкой. App. ext. inf. нет.

Lam. bas. inf. простая, снизу и у заднего края желтая.

Белесоватые, широколанцетовидные app. sup. (рис. 5, *б*) на вершине загнуты внутрь; передний край их под вершиной с небольшой дуговидной выемкой, задний край над основанием с довольно крупным тупозубцевидным выступом.

Желтые app. interm. (рис. 5, *в*) состоят из трех отделов; задний (второй) отдел их в виде вытянутой в высоту, сравнительно узкой пластинки, вершина которой скошена и вытянута вверх и вперед в массивный, сильно вздутый, тупо заостренный выступ; наружная поверхность отдела с двумя косыми, изогнутыми килями, которые тянутся от нижней части заднего края к переднему и к вершине; задний светложелтый киль более плоский, голый и короткий, коричневатый передний киль более длинный, высокий и темный, с довольно длинными жесткими щетинками в нижней части; средний (третий) отдел app. interm. короче заднего, ширококогтевидный, с загнутой вперед, суженной и притупленной вершиной; передний (четвертый) отдел примыкает спереди к нижней части среднего отдела и имеет вид очень узенького вертикального стерженька, вершина которого усажена редкими жесткими щетинками.

Длина тела около 17,0 мм, длина крыльев около 18,5 мм.

Самка неизвестна.

СССР: Таджикская ССР, Молотовабад (Луппова, Штакельберг); Казахская ССР, урочище Киркабат в низовьях р. Или (Берг). Западный Китай: провинция Цинхай, восточный Цайдам, Барун-Цзасак севернее хребта Бурхан-Буда, высота 2860 м над ур. м. (Козлов).

Тип в коллекциях Зоологического института АН СССР (Ленинград).

T. incana Savtsh., sp. n. близок T. protrusa Alex. и T. subprotrusa Savtsh., sp. n., но не так, как эти два вида друг другу. Характерными особенностями T. incana Savtsh., sp. n. являются в основном светлая, полупрозрачная ячейка R_4, уплощенный, снабженный вдоль середины тупым килем вершинный выступ lam. term. sup. гипопигия; строение app. interm. гипопигия у T. incana Savtsh., sp. n. также иное, чем у других видов группы.

Среднеазиатские экземпляры T. incana Savtsh., sp. n. несколько отличаются от западнокитайского экземпляра как немного меньшими размерами тела, так и деталями строения гипопигия; в частности, у них вздутая вершинная часть заднего (второго) отдела app. interm. короче и толще, задний край этого отдела более прямой, боковые края серединного выступа lam. term. sup. перед вершиной с явственной и довольно глубокой дуговидной выемкой, которой у китайского экземпляра нет, а задний край lam. term. inf. выше места причленения app. sup. с явственным зубцевидным выступом, который у китайского экземпляра лишь едва намечен.

Возможно, что изучение более обширного материала позволит выделить среднеазиатских T. incana Savtsh., sp. n. в особый подвид.

Лёт T. incana Savtsh., sp. n. продолжается с ранней весны (март) до осени (октябрь), на основании чего можно допустить, что этот вид имеет не менее двух поколений в году.

Уже после сдачи настоящей статьи в печать автором был получен с Кавказа один самец комара-долгоножки, оказавшийся новым видом из группы Tipula (Yamatotipula) aino Alex. Ниже приводится его описание.

5. Tipula (Yamatotipula) caucasimontana Savtshenko, sp. n.

Самец. Вид среднего размера. Основная окраска темношиферно-серая. Голова шиферно-серая, без темной срединной линии, чуть светлее вокруг глаз; лобный бугорок широкий и выпуклый, с очень глубокой срединной бороздкой. Шиферно-серое рыльце вдвое длиннее своей ширины при основании; туповершинный нос почти равен половине длины рыльца. Щупики чернобурые, первый членик в проксимальной половине рыжевато-коричневый. Усики толстые и короткие, загнутые назад, чуть заходят

за основание переднегруди, далеко не достигая оснований крыльев; оба основные членика рыжевато-коричневые, жгутик чернобурый, первый членик жгутика при основании явственно, а несколько следующих едва заметно рыжевато-коричневые; первый членик жгутика на треть длиннее второго и настолько же короче первого основного членика усиков; начиная со второго, членики жгутика почти цилиндрические, плотно сочлененные друг с другом; вершинный (13-й) членик равен половине длины предвершинного; бо́льшие из жестких щетинок в розетках примерно равны по длине соответствующим членикам.

Грудной отдел, включая мерон, шиферно-серый, только дорсоплевральная перепонка буроватая. Прескутум с четырьмя крайне неявственными, чуть более темносерыми продольными полосами, заметными главным образом по тоже неявственным черноватым краевым каемкам; внутренние полосы почти соприкасаются; промежутки прескутума с очень короткими, плохо заметными щетинками. Каждая доля скутума имеет два неявственных более темных участка, из которых лучше выражен передний. Бока груди голые.

Тазики и вертлуги шиферно-серые, бедра желтые с контрастно, но лишь умеренно широко зачерненными вершинами; голени желтые только в основной трети, на остальном же протяжении бурые; лапки бурые. Формула шпор 1—2—2, коготки с зубчиком при основании.

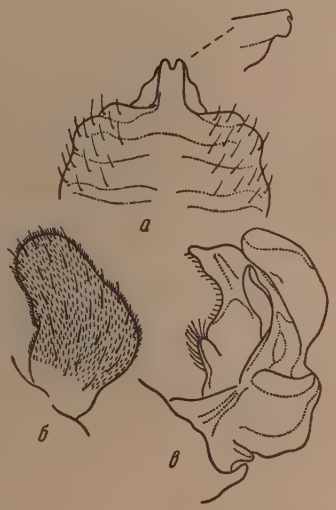


Рис. 6. Tipula (Yamatotipula) caucasimontana Savtsh., sp. n.

а — lam. term. sup., вид сверху, *б* — левый app. sup., вид снаружи, *в* — левый app. interm., вид снаружи

Почти одноцветные сероватые крылья далеко выступают за вершину брюшка. Ячейка Sc буроватая, глазок явственный, бледнобурый. Явственная дымчато-буроватая тень — на m — cu и плохо заметная — на r — m и основном изгибе R_{4+5}; хорошо выраженная, но лишь умеренно широкая лунка, начинаясь перед глазком, пересекает вершину ячейки R, основной нижний угол дискоидальной ячейки и чуть заходит сзади в основание ячейки M_3. Rs вдвое длиннее m — cu, R_2 нормальная, r явственная, но короче r — m и особенно основного изгиба R_{4+5}; дискоидальная ячейка длинная и узкая, стебелек ячейки M_1 равен половине длины развилка; M_{3+4} разветвляется чуть впереди от основания дискоидальной ячейки: m — cu ответвляется от M_4 немного впереди от места разветвления M_{3+4}; ячейка M_4 корткостебельчатая. Продольные жилки в вершинной части крыльев практически голые, без макротрихий; крыловая чешуйка без щетинок.

Брюшко шиферно-серое, с едва намеченными, чуть более темными боковыми полосами; задние края тергитов и стернитов узко, боковые края тергитов широко белесовато-желтые.

Гипопигий черноватый, такого же типа, как у T. aino Alex. и других близких видов, со следующими особенностями.

Lam. term. sup. (рис. 6, *а*) сравнительно небольшая, поперечно прямоугольная, диск ее умеренно выпуклый, с щетинками по бокам; боковые углы двуступенчатые, округлые; почти прямой задний край lam. term. sup. в середине с длинным, но сравнительно узким рыжевато-коричневым полуцилиндрическим выступом, вершина которого имеет узкую V-образную выемку; поверхность выступа гладкая, без шипиков и щетинок, боковые края в основной половине распластаны наружу в довольно широкие крыловидные лопасти, а перед вершиной снабжены небольшой округлой выемкой.

Коричневато-желтые массивные app. sup. (рис. 6, *б*) загнуты вперед под почти прямым углом и по форме несколько напоминают перевернутую ступней вверх ногу (примерно, как у Prionocera subserricornis Zett.); широко притупленные вершины app. supp. загнуты внутрь и смыкаются в виде свода над срединным выступом заднего края lam. term. sup.; поверхность app. sup. в очень тонком светлом пушке, с отдельными длинными щетинками.

Крупные коричневато-желтые app. interm. (рис. 6, *в*) состоят из трех отделов; задние два отдела сильно вытянуты в высоту; задний (второй) отдел в виде довольно широкой пластинки, тупая вершина которой загнута вперед; основание отдела сильно утолщено и выпячено назад, задний край над утолщением с небольшой округлой выемкой; утолщение со сравнительно короткими щетинками; в передней части отдел глубоко раздвоен, узкая передняя доля короче более широкой задней доли; средний (третий) отдел с выпуклым передним краем, усаженным короткими щетинками; вершина отдела расширена в округлую пластинку, вытянутую вверх и вперед в короткий тупой клюв; передний (четвертый) отдел, как обычно в группе, в виде небольшой, косо поставленной черпаковидной пластинки, с длинными щетинками на конце.

Длина тела около 15,5 мм, длина крыльев около 17,5 мм.

Самка неизвестна.

СССР: Ставропольский край, Теберда (Л. Аренс).

Tipula caucasimontana Savtsh., sp. n. очень близок другим видам группы, в частности T. aino Alex. и особенно T. protrusa Alex., с которым его сближает слабое развитие светлых участков на крыльях. От всех родственных видов T. caucasimontana Savtsh., sp. n. хорошо отличается шиферно-серой основной окраской, а также деталями строения гипопигия, в частности характерными, изогнутыми почти под прямым углом вперед app. sup. и внезапно суживающимся на вершине в тупой клюв средним (третьим) отделом app. interm.

Нахождение на Кавказе T. caucasimontana Savtsh., sp. n. значительно расширяет на запад ареал видов группы T. aino Alex. Вместе с тем оно представляет и большой зоогеографический интерес. В фауне Кавказа T. caucasimontana Savtsh., sp. n. можно рассматривать как древний, возможно даже реликтовый, элемент восточноазиатского происхождения, генетически связывающий местную фауну с фауной Индо-Малайской зоогеографической области. Аналогичные элементы имеются на Кавказе также в других группах насекомых, например среди пластинчатоусых жуков, что было отмечено еще А. Рихтером [2].

---

[2] А. Рихтер, О навознике Liatongus festivus Stev. (Coleoptera, Scarabaeidae). Докл. АН Армянск. ССР, 1(4), 1944, стр. 9—14.

ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

ТОМ XXXIV 1955 ВЫП. 4

О СОЕДИНЕНИИ ПЛАВАТЕЛЬНОГО ПУЗЫРЯ С УШНЫМИ КАПСУЛАМИ У РЫБ СЕМЕЙСТВА SPARIDAE И О ЗНАЧЕНИИ ЕГО ДЛЯ СИСТЕМЫ

А. Н. СВЕТОВИДОВ

Зоологический институт АН СССР

Классификация многих отрядов высших рыб (Teleostomi) разработана еще далеко не достаточно. В особенности это касается одного из самых крупных отрядов высших рыб — отряда Perciformes. В частности, одно из наиболее обширных семейств подотряда Percoidei этого отряда — семейство Sparidae — принимается рядом авторов в разном объеме. Наиболее четко оно было охарактеризовано и отграничено от близких семейств Ригэном (C. T. Regan, 1913). В дальнейшем Джордэн (D. S. Jordan, 1923) включил основные роды, относимые Ригэном к семейству Sparidae, в три семейства: Sparidae (Sparus, Diplodus, Pagrus, Pagellus, Calamus из числа перечисленных Ригэном родов), Denticidae (= Nemipteridae Regan, ex parte) (Dentex) и Girellidae (= Girellidae Regan, ex parte) (Box = Boops, Cantharus, Oblata, Scatharus, Crenidens). Л. С. Берг (1940) придерживался в основном системы Ригэна.

Кроме указанных Ригэном признаков, по которым семейство Sparidae отличается от близких семейств, оно характерно важной морфологической особенностью, более резко отграничивающей его от этих семейств. Еще Вебером (E. H. Weber, 1820, p. 71, fig. 62) было установлено что у Boops salpa (L.) и Diplodus sargus (L.) имеется соединение плавательного пузыря с ушными капсулами. В дальнейшем автором настоящей статьи (Световидов, 1955) было указано подобное соединение плавательного пузыря с ушными капсулами и у D. annullaris (L.) и высказано предположение, что оно, повидимому, есть и у других видов рода, а, возможно, и у некоторых родов семейства.

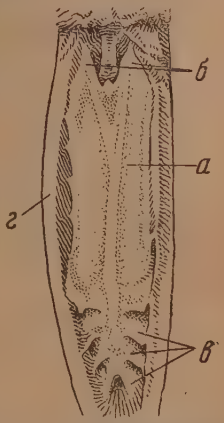


Рис. 1. Плавательный пузырь Diplodus annularis (L.)

а — плавательный пузырь, *б* — отростки его у переднего края, соприкасающиеся с фонтанеллями в черепе, *в* — выросты в задней части его, прикрепленные к ребрам, *г* — стенка тела

Дальнейшее изучение позволило установить, что всем исследованным в этом отношении видам родов из числа имеющихся в коллекциях Зоологического института АН СССР, относимых Ригэном к семейству Sparidae, свойственно соединение плавательного пузыря с ушными капсулами.

От переднего конца плавательного пузыря у всех них отходят два широких у основания и суживающихся к вершине мешкообразных отростка, простирающихся вперед по обе стороны basioccipitale (рис. 1). С обеих сторон черепа в occipitalia lateralia, под которыми расположены передние концы отростков плавательного пузыря, имеется по фонтанелли, бо-

лее (например, у Diplodus, рис. 2 *А*) или менее (например, у Boops, рис. 2 *Б*) крупной, к которой тесно прилегает лежащий под ней отросток.

Подобное соединение плавательного пузыря с ушными капсулами имеется у Sparum aurata L., Dentex dentex (L.), Pagellus erythrinus (L.), Diplodus sargus (L.), D. annularis (L.), D. vulgaris (Geffr. St.-H.), Puntazzo puntazzo (Cetti), Boops boops (L.), B. salpa (L.), Oblata melanura (L.), Crenidens melanura C. V., Pagrus pagrus (L.). Остальные из относимых Ригэном к семейству Sparidae родов, отсутствующие в наших коллекциях, остались, к сожалению, неизученными.

В этом отношении были изучены также виды некоторых родов, принадлежащих семействам, сближаемым Ригэном с семейством Sparidae. Наиболее близко, по Ригэну, к этому семейству стоит семейство Lutianidae. У всех изученных видов некоторых родов этого семейства плавательный пузырь отростков не имеет и с ушными капсулами не соединяется.

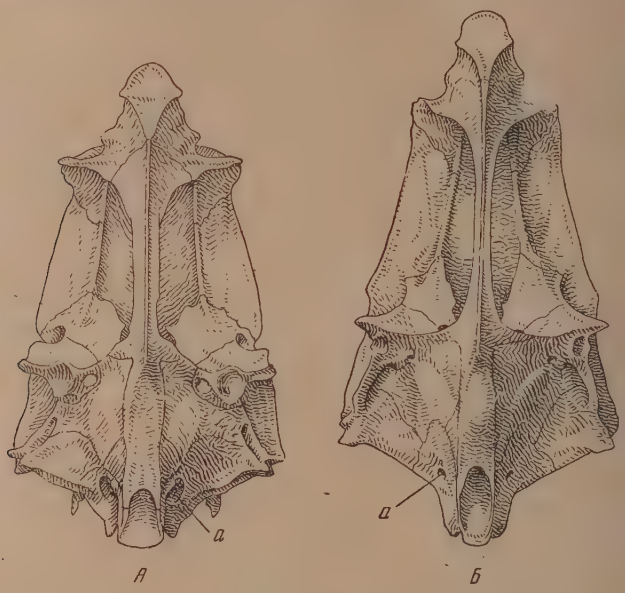


Рис. 2. Череп снизу Diplodus annularis (L.) (*А*) и Boops boops (L.) (*Б*)

а — фонтанелли в occipitalia lateralia

Из представителей семейства Lutianidae изучены некоторые виды трех родов из числа относимых к нему Ригэном: Lutianus fulviflamma (Forsk.), L. decussatus (C. V.), L. argentimaculatus (Forsk.), Caesio chrysozona (C. V.), Aphareus furcatus (Lac.). Не обнаружено отростков плавательного пузыря и у близких к обоим указанным семействам семейств Nemipteridae и Lobotidae. Из трех основных упоминаемых Ригэном родов первого семейства исследованы виды, относящиеся к двум родам — Nemipterus hexodon (Q. G.) и Scolopsis bilineatus (Bloch). Из семейства Lobotidae изучены виды обоих упоминаемых Ригэном родов: Lobotes surinamensis (Bloch) (= L. auctorum Cünth.) и Datnoides quadrimaculatus (Sevastianov) (= D. polota H. B.). Нет отростков плавательного пузыря и фонтанеллей в occipitalia lateralia и у семейства Sciaenidae, из большого числа родов которого исследованы встречающиеся в наших водах роды Sciaena (S. cirrosa L.) и Corvina [C. umbra (L.)]. Соединения плавательного пузыря с ушными капсулами нет также у близкого к семейству Sparidae семейства Maenidae, из которого изучены виды обоих относя-

щихся к нему родов — Maena zebra (Brünn.) и Spicara smaris (L.). Из представителей семейства Girellidae, в которое Джордэном, так же как и в семейство Denticidae (= Nemipteridae Regan, ex parte), включены некоторые роды, относимые Ригэном к семейству Sparidae, изучен один род Girella. У двух исследованных в этом отношении видов этого рода — G. nigricans (Ayres) и G. punctata Gray — плавательный пузырь также не соединяется с ушными капсулами. Наконец, нет соединения плавательного пузыря с ушными капсулами и у представителей трех упоминаемых Ригэном родов семейства Lethrinidae, также близкого к рассматриваемым выше семействам. Из представителей этого семейства изучены Lethrinus variegatus C. V., L. atlanticus Val., L. miniatus (Bl. Schn.), Pentapus setosus C. V., P. auroliheatus (Lac.) [1], Sphaerodon latidens Val. [2]

Гудрич (E. S. Goodrich, 1909, p. 362) среди других семейств, которым свойственно соединение плавательного пузыря с ушными капсулами, упоминает семейство Serranidae, причем ссылается на Бриджа и Хэддона (T. W. Bridge a. A. C. Haddon, 1894), изучавших лишь рыб из подотряда Siluroidei. У исследованных в этом отношении представителей семейства Serranidae — Serranus scriba (L.) и Morone labrax (L.) — отростков плавательного пузыря и фонтанеллей в черепе не обнаружено.

Таким образом, этой важной морфологической особенностью, наряду с другими указанными Ригэном, семейство Sparidae более резко отличается от близких к нему семейств. Этот признак дает возможность более четко определить объем семейства и устранить существующие разногласия в отнесении включаемых в него Ригэном родов к этому или другим близким семействам. Как видно из сказанного выше, все исследованные роды (Sparus, Dentex, Pagellus, Diplodus, Puntazzo, Boops, Oblata, Crenidens, Pagrus), из числа упомянутых Ригэном, имеют соединение плавательного пузыря с ушными капсулами и должны быть отнесены к семейству Sparidae. Как указывалось выше, некоторые из них без особых на то оснований включены Джордэном в другие семейства: Dentex — в семейство Denticidae (= Nemipteridae Regan, ex parte), Boops, Oblata, Crenidens — в семейство Girellidae, основные роды которых, из числа упомянутых Ригэном, не имеют соединения плавательного пузыря с ушными капсулами. Неясным остается вопрос о наличии или отсутствии соединения плавательного пузыря с ушными капсулами и, следовательно, о принадлежности к семейству Sparidae отсутствующих в коллекциях Зоологического института и поэтому не изученных в этом отношении родов Gymnocrotaphus, Cantharus, Scatharus, Calamus и Stenotomus, включаемых Ригэном в состав этого семейства.

Соединение плавательного пузыря с ушными капсулами свойственно некоторым и другим семействам подотряда Percoidei. Так, плавательный пузырь соединяется с ушными капсулами у единственного рода и вида семейства Nematistiidae — N. pectoralis Gill. (E. Ch. Starks, 1908, p. 614). Соединение плавательного пузыря с ушными капсулами имеется также у Priacanthus sp. [повидимому, P. macrophthalmus C. V. = P. cruentatus (Lac.); H. Stannius, 1854, p. 171], относящемуся к небольшому, состоящему лишь из двух родов семейству Priacanthidae. Соединение плавательного пузыря с ушными капсулами имеется, как мог установить автор, у следующих видов рода Priacanthus: P. cruentatus (Lac.), P. hamrur (Forsk.), P. tayensis Rich. и P. macracanthus C. V. Однако, хотя у Pseudopriacanthus niphonius (C. V.), относящегося ко второму роду этого семейства, плавательный пузырь тесно прилегает к основанию черепа, но отростков, подобных имеющимся у упомянутых видов Priacanthus, нет. Боковая стенка черепа, где у видов Priacanthus отростки плавательного

[1] Вебер и Бофор (M. Weber a. L. F. de Beaufort, 1936, p. 348) выделяют его в особый род Gnathodentex и относят к подсемейству Nemipterinae, а не к Lethrininae семейства Lutianidae, в которое ими объединен ряд близких семейств Ригэна.

[2] Исследован по голове, и поэтому установлено отсутствие лишь фонтанеллей.

пузыря соединяются с ушными капсулами, очень тонкая, почти перепончатая, но без фонтанелли.

Семейства Sparidae, Nematistiidae и Priacanthidae расположены в начале системы подотряда Percoidei, стоящего в свою очередь в самом начале отряда Perciformes. Кроме этих семейств, соединение плавательного пузыря с ушными капсулами свойственно ряду как крупных (отрядов, семейств), так и более мелких систематических групп, некоторые из которых расположены в системе далеко друг от друга, но ниже отряда Perciformes. У семейств, относящихся к отрядам, стоящим в системе выше отряда Perciformes, соединения плавательного пузыря с кишечником нет. Оно имеется у ряда семейств отряда Clupeiformes, относящихся к подотрядам, расположенным в основном в начале системы отряда (семейства Megalopidae, Clupeidae, Engraulidae, Chiricentridae) и отчасти выше (семейства Notopteridae и Hyodontidae из подотряда Notopteroidei). Далее, плавательный пузырь соединен с ушными капсулами у семейства Mormyridae из отряда Mormyriformes, рассматриваемого некоторыми авторами в качестве одного из подотрядов отряда Clupeiformes. Соединение плавательного пузыря с ушными капсулами есть у всех семейств отряда Cypriniformes, стоящего в системе Л. С. Берга сразу за отрядом Clupeiformes, и, как известно, осуществляется посредством системы косточек веберова аппарата. Плавательный пузырь соединен с ушными капсулами также у семейства Moridae — одного из наиболее примитивных семейств отряда Gadiformes, который Л. С. Берг в своей «Системе рыб» поместил почти сразу за отрядом Cypriniformes. Наконец, соединение плавательного пузыря с ушными капсулами описано у некоторых видов наименее изученного в этом отношении семейства Holocentridae, относящегося к отряду Beryciformes, расположенному в системе значительно выше, близ отряда Perciformes. Следует отметить, что в цитированной выше работе Гудрич среди семейств, имеющих соединение плавательного пузыря с ушными капсулами, указывает также семейство Berycidae, для которого эта особенность не свойственна и ни одним из авторов не описана. У относящегося к этому семейству Beryx splendens Lowe отростков плавательного пузыря и фонтанеллей в черепе автором не обнаружено. Из перечисленных Гудричем других семейств соединение плавательного пузыря с ушными капсулами, как указывалось выше, имеется лишь у семейства Mormyridae, Notopteridae и, как видно из приведенных выше фактических данных, у семейства Sparidae. Что касается упоминаемого им семейства Gadidae, то подобное соединение есть лишь у части относимых ранее к этому семейству родов, выделенных автором (Световидов, 1948, стр. 17, 67) в особое семейство Moridae[3].

Не останавливаясь на строении соединения плавательного пузыря с ушными капсулами у перечисленных групп рыб, охарактеризованного в общих чертах в работе автора (Световидов, 1955), где имеются ссылки на литературу с более детальным описанием, укажем, что наиболее сложное устройство этого соединения свойственно семействам, которые относятся к отрядам, стоящим в начале системы высших рыб. Существенно также отметить, что наиболее крупные систематические группы (отряды), имеющие соединение плавательного пузыря с ушными капсулами, расположены в начале системы (например, отряд Cypriniformes). Равным обра-

[3] На соединение плавательного пузыря с ушными капсулами у всех перечисленных Гудричем семейств указывает также В. Б. Дубинин (1949, стр. 70), не объясняя, к сожалению, откуда им заимствованы эти сведения. Следует также отметить, что у семейства Clupeidae отростки плавательного пузыря не мешкообразные, как пишет В. Б. Дубинин, и с лабиринтом они соединяются не через открытые околоушные полости. Об этом совершенно иначе сказано в руководстве Гудрича (1909, стр. 362), из которого, судя по всему, взяты все приводимые В. Б. Дубининым по этому вопросу данные. [О деталях этого соединения у сельдевых и других рыб см. в статьях автора (Световидов, 1950, 1955) и в цитированных там других, более ранних работах].

зом и семейства, которым свойственна эта особенность, стоят обычно в начале системы отрядов или подотрядов (например, семейства Megalopidae, Clupeidae и др. в отряде Clupeiformes, семейство Moridae в отряде Gadiformes, семейства Sparidae, Nematistiidae в подотряде Percoidei). У семейств, относящихся к отрядам, расположенным не в начале системы Teleostomi, соединение плавательного пузыря с ушными капсулами имеют не все роды, а лишь часть входящих в их состав (например, семейство Holocentridae из отряда Beryciformes, семейство Priacanthidae из подотряда Percoidei). При этом следует указать, что и соединение плавательного пузыря с кишечником свойственно ряду крупных систематических групп, которые, как правило, расположены также в начале системы Teleostomi.

Таким образом, соединение плавательного пузыря с ушными капсулами может служить не только в качестве признака, характеризующего некоторые систематические группы рыб — чаще всего семейства, реже отряды, иногда лишь некоторые роды семейств. Эта морфологическая особенность, как уже указывал автор (Световидов, 1955), вместе с рядом других имеет важное и филогенетическое значение, давая возможность судить о положении в системе таких групп рыб. В свете сказанного выше семейства Sparidae, Nematistiidae, а также и Priacanthidae в системе подотряда Percoidei, по мнению автора, должны стоять в самом начале, так же как и подотряд Notoptaroidei в отряде Clupeiformes должен стоять значительно ближе к подотряду Clupeoidei.

Литература

Берг Л. С., 1940. Система рыбообразных и рыб, ныне живущих и ископаемых, Тр. Зоол. ин-та АН СССР, V, 2.

Дубинин В. Б., 1949. Изменение шейного отдела позвоночника животных в филогенезе и онтогенезе, Журн. общ. биол., X, 2.

Световидов А. Н., 1948. Трескообразные. Фауна СССР. Рыбы, IX, 4.— 1950. Об особенностях строения плавательного пузыря сельдевых, Докл. АН СССР, т. LXXIV, № 3.— 1955. О филогенетическом значении соединения плавательного пузыря с ушными капсулами, Сб. памяти Л. С. Берга.

Bridge T. W. a. Haddon A. C., 1894. The air-bladder and Weberian ossicles in the Siluroid fishes, Philos. Trans. Roy. Soc. London, vol. 184 (B).

Goodrich E. S., 1909. Vertebrata Craniata (First fascicle: Cyclostomes and Fishes). A treatize on zoology, ed. by Lankester, London.

Jordan D. S., 1923. A classification of fishes including families and genera as far as known, Stanf. Univ. Publ., Univ. Ser., Biol. Sci., III, 2.

Regan C. T., 1913. The classification of the Percoid fishes, Ann. Mag. Nat. Hist. (8), XII.

Stannius H., 1854. Handbuch der Anatomie der Wirbelthiere, 2. Aufl.

Starks E. Ch., 1908. On a communication between the air-bladder and the ear in certain spiny-rayed fishes, Sciences, XXVIII.

Weber E. H., 1820. De aure et auditi hominis et animalium. I. De aure animalium, Leps.

Weber M. a. Beaufort L. F., de, 1936. The fishes of the Indo-Australian Archipelago, VII.

ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

ТОМ XXXIV 1955 ВЫП. 4

ЗАМЕТКИ О ПИТАНИИ ГЛУБОКОВОДНЫХ РЫБ КУРИЛО-КАМЧАТСКОЙ ВПАДИНЫ

Я. А. БИРШТЕЙН и М. Е. ВИНОГРАДОВ

Московский государственный университет им. М. В. Ломоносова и Институт океанологии АН СССР

Введение

Одним из наиболее важных и наименее разработанных отделов биологии глубоководных животных следует считать их питание. По поводу возможных источников питания глубоководной фауны неоднократно высказывались различные гипотезы и соображения (Крог, 1935; Hentschel, 1936; C. E. Zo Bell, 1953), которые не были, однако, основаны на непосредственном исследовании содержимого кишечников обитателей глубин. Последние данные крайне немногочисленны и разбросаны по отдельным систематическим статьям.

В настоящее время ощущается необходимость в накоплении конкретного материала по питанию глубоководных организмов, без чего невозможно выяснить особенности динамики органического вещества в многокилометровой толще океанических вод, и, следовательно, подойти к вскрытию закономерностей, управляющих распределением жизни в Мировом океане. Поэтому, работая в составе экспедиции Института океанологии АН СССР на экспедиционном судне «Витязь» по изучению Курило-Камчатской впадины в 1953 г., мы постарались по возможности провести исследование питания глубоководных животных, как рыб, так и беспозвоночных.

Собранный нами материал весьма ограничен, так как применявшиеся в нашей экспедиции сети и тралы приносили обычно незначительные уловы глубоководных рыб Многие виды, попадавшиеся единично, мы не вскрывали, так как они являлись уникальными коллекционными экземплярами. В желудках некоторых видов, попадавшихся сравнительно часто и в большом количестве (Cyclothone microdon, Bathylagus), никогда не удавалось обнаружить остатков пищи. Это объясняется тем, что при подъеме рыбы с большой глубины на поверхность ее кишечник опоражнивается под давлением расширяющегося плавательного пузыря. У рыб, имеющих пузырь, но обитающих на глубинах менее 1000 м, пища обычно сохраняется в желудке. У таких видов, как Coryphaenoides acrolepis, C. cinereus и C. angustifrons, желудок почти всегда был вывернут через рот, и остатки пищи приходилось искать в ротовой полости или даже в сетке, которой была поймана рыба.

Мы старались, естественно, обращать внимание прежде всего на массовые виды глубоководных рыб. К ним, судя по нашим уловам, следует отнести два вида Coryphaenoides, два вида Lampanyctus и Cyclothone microdon. Виды, встречавшиеся реже, исследованы нами гораздо менее подробно. Объем использованного нами материала показан в табл. 1.

Литературные данные о питании глубоководных рыб чрезвычайно скудны. Григ (J. A. Grieg, 1898) и Коллетт (R. Collett, 1903) для североатлантического Macrurus berglax указывают в качестве объектов питания Pandalus borealis, Ophiocantha abyssicola, Buccinidae или Fusus, а также мойву, а для другого североатлантического долгохвоста — M. rupestris — Коллетт приводит исключительно ракообразных: три вида Pandalus, Pasiphaea tarda, Munida, Hippolytidae, Hemimysis abyssicola, т. е. не только донных, но и пелагических животных (например, Pasiphaea). Следует иметь в виду, что оба североатлантических вида долгохвостов обитают в пределах свала континентальной ступени (200—1000 м), а не в абиссали. Некоторые сведения о пище Lampanyctus сообщают А. П. Андрияшев (1937) и Биб и Вандер Пиль

Таблица 1

Количество вскрытых рыб разных видов

№ п/п	Вид рыбы	Число просмотренных кишечников			
		всего	из них		
			с пищей	пустых	% пустых
	Сем. Argentinidae				
1	Leuroglossus stilbius schmidti Rass	1	—	1	100
	Сем. Bathylagidae				
2	Bathylagus pacificus Gilbert	6	—	6	100
3	B. milleri Jordan a. Gilbert	4	—	4	100
	Сем. Gonostomidae				
4	Cyclothone microdon (Günth.)	35	—	35	100
	Сем. Chauliodontidae				
5	Chauliodus macouni Bean	5	1	4	80
	Сем. Scopelidae				
6	Lampanyctus leucopsarus (Eig. a. Eig.)	10	7	3	30
7	L. nannochir laticauda Kulikova	33	20	13	39
	Сем. Synaphobranchidae				
8	Histiobranchus bathybius Günth.	1	—	1	100
9	H. infernalis Gill.	1	1	—	—
10	Synaphobranchus pinnatus Gronow	1	—	1	100
	Сем. Ilyophidae				
11	Ilyophis brunneus Gilbert	1	1	—	—
	Сем. Macruridae				
12	Coryphaenoides cinereus (Gilb.)	5	2	3	60
13	C. angustifrons Rass	2	1	1	50
14	C. acrolepis (Bean)	54	?	?	?
15	Мальки Coryphaenoides sp.	4	4	—	—
	Сем. Melamphaeidae				
16	Melamphaës rugosus Chapman	3	2	1	33
17	M. nycterinus Gilbert	7	3	4	43
	Сем. Brotulidae				
18	Bassozetus zenkevitchi Rass	1	1	—	—
	Сем. Liparidae				
19	Careproctus amblystomopsis Andr.	1	1	—	—
	Всего	175	—	—	—

(W. Beeb a. M. Vander Pyl, 1944). Первый автор в желудке одного экземпляра Lampanyctus nannochir из Берингова моря обнаружил остатки Hymenodora frontalis, Calanus cristatus и Euchaeta. Биб и Вандер Пиль вскрыли несколько экземпляров L. elongatus, L. macropterus и L. ritteri из западной части Тихого океана и нашли в их желудках ближе не определенных амфипод, эуфаузид, сагитт и веслоногих, в том числе Eucalanus elongatus. Кроме содержимого желудков Lampanyctus, те же американские авторы исследовали пищу шести видов Myctophum, которая, по их данным, состоит из пелагических животных — веслоногих, гипериид, эуфаузид, креветок, сагитт, крылоногих моллюсков, полихет и других, также точнее не определенных. В вышедшей недавно обширной монографии Чернавина (V. V. Tchernavin, 1953), посвященной детальному разбору морфологии челюстного аппарата Chauliodus и способу захвата этой рыбой добычи, странным образом ничего не говорится о том, что именно она добывает.

На фоне столь немногочисленных литературных данных тот незначительный и фрагментарный материал, которым мы располагаем, представляет, как нам кажется, известный интерес.

Мы приносим глубокую благодарность Т. С. Рассу за предоставление материала для вскрытия, определение рыб и ряд ценных указаний; И. И. Акимушкину за определение фрагментов головоногих и рыб из желудков Coryphaenoides и Careproctus и Е. Б. Куликовой за помощь в работе во время экспедиции.

Семейство Macruridae

Сопоставляя состав пищи трех исследованных нами видов этого семейства, мы можем отметить между ними существенные различия.

В кишечниках двух экземпляров (длиной в 46 и 56 см) Coryphaenoides cinereus, содержащих остатки пищи, оказались только ракообразные: из веслоногих — Calanus cristatus (VI стадия самки), Pleuromamma scutulata, Metridia ochotensis, Pareuchaeta sp.; из мизид — Eucopia grimaldi, Boreomysis и еще один не определенный вид; из гаммарид — Eusirus cuspidatus, Cyclocaris guilelmi и один не определенный вид из семейства Melphidippidae; из десятиногих — Hymenodora frontalis. Видовой состав пищи у обеих вскрытых рыб был почти идентичным. Ни один из пищевых объектов нельзя считать преобладающим, так как все они встречались по 1—2 экз. в каждом кишечнике. Судя по составу пищи, C. cinereus представляет собой преимущественно планктоноядную рыбу. Из всего набора пищевых объектов этого вида только два бокоплава Eusirus cuspidatus и представитель семейства Melphidippidae — донные обитатели.

Систематически очень близкий к рассмотренному виду Coryphaenoides angustifrons, видимо, отличается от него по набору пищевых объектов. Мы располагаем данными только по одному кишечнику C. angustifrons, в котором основную массу составляли донные гаммариды (около 20 экз.), в том числе Pontharpinia (1 экз.), Ampeliscidae (1 экз.) и Tmetonyx (3 экз.); кроме того, было обнаружено 4 экз. мизид (3 экз. Meterythrops и 1 экз. Holmesiella anomala). Среди остатков пищи было немного песчинок. Отсюда следует, что вскрытый экземпляр C. angustifrons питался донными и придонными ракообразными, захватывая при этом и частицы грунта.

Гораздо более обильный материал имелся у нас по Coryphaenoides acrolepis. Нами были исследованы 54 экз. этого вида. К сожалению, только у двух желудки не были вывернуты и содержали пищу. Почти у всех остальных экземпляров с вывернутыми желудками остатки пищи удалось обнаружить в ротовой полости, а часть пищи сохранилась в сетях, которыми были выловлены исследованные рыбы. 15 экз. долгохвостов были выловлены по одному, а 39 вместе, в одном лове пелагической сетью диаметром в 7 м; данные по составу пищи последних экземпляров не могут быть, естественно, использованы для установления частоты

Таблица 2

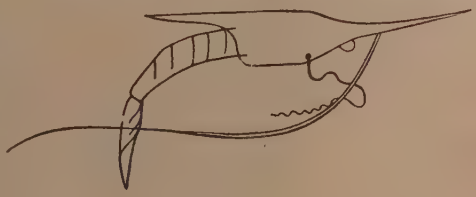
Частота встречаемости пищевых компонентов у Coryphaenoides acrolepis

Вид пищи	Частота встречаемости в %
Gnathophausia gigas	29
Gonatus fabricii	72
G. magister	36
Taonius pavo	29
Botrynema brucei	7
Остатки рыб (в том числе минтая)	21

встречаемости отдельных объектов питания, так как остатки отрыгнутой всеми долгохвостами пищи перемешались. Данные по частоте встречаемости компонентов пищи для 14 экз., выловленных поодиночке, сведены в табл. 2.

Среди пищи остальных 39 экз., выловленных большой пелагической сетью, оказались те же виды: крупные (длиной около 10 см) экземпляры Gnathophausia gigas, клювы тех же трех видов кальмаров и кости по крайней мере 3 экз. рыб.

Полученные данные характеризуют C. acrolepis как потребителя нектона или макропланктона, не использующего, в отличие от двух ранее рассмотренных видов, сравнительно мелких животных. C. acrolepis, судя по составу пищи, должен считаться пелагической, а не донной рыбой, как это думали некоторые авторы [1]. Размеры жертв C. acrolepis могут быть весьма значительными. Не говоря уже о минтае, съеденные долгохвостами кальмары, судя по размерам сохранившихся в желудках клювов, достигали, как сообщил нам И. И. Акимушкин, 25—30 см длины (при длине самих долгохвостов от 54 до 89 см).



Самец Gnathophausia, выбрасывающий светящийся секрет из максиллярной железы. Моментальный набросок К. Хуна с натуры (по G. Illig, 1930)

Обращает на себя внимание незначительное количество видов, составляющих пищу C. acrolepis. Между тем видовой состав нектона и макропланктона глубин обитания этих рыб весьма богат, и многие виды по размерам, окраске и поведению мало отличаются от используемых долгохвостами. Так, например, вместе с Gnathophausia gigas обитают почти не уступающая ей по размерам и многочисленности мизида Eucopia australis и креветка Hymenodora glacialis, причем последняя заметно более многочисленна. Причины предпочтения долгохвостами Gnathophausia требуют дальнейших исследований, но имеющийся материал позволяет высказать некоторые предположения. Сравнивая между собою трех упомянутых ракообразных, следует отметить, что из них только Gnathophausia обладает способностью к свечению. Ее максиллярные железы вырабатывают светящийся секрет, рефлекторно выбрасываемый рачком в воду, как это наблюдал еще К. Хун на борту «Вальдивии» (G. Illig, 1930) (см. рисунок). Из трех видов используемых C. acrolepis в пищу кальмаров только Taonius pavo снабжен фотофорами. Однако, как нам сообщил И. И. Акимушкин, возможно, что оба вида Gonatus, хотя и не имеют фотофоров, но тем не менее обладают способностью светиться.

Нам представляется весьма вероятным, что при поисках пищи долгохвосты пользуются главным образом своими огромными глазами и, естественно, в полном мраке больших океанических глубин их внимание привлекают в первую очередь светящиеся организмы. Этим могут объясняться многочисленные случаи попадания долгохвостов (до 3 экз. в одну сетку) в горизонтально буксируемые рингтралы с площадью входного отверстия 2 м^2, протягиваемые с весьма малой скоростью 0,5—1,0 км/час. Трудно представить себе, каким образом крупные (до 90 см длиной) и, видимо, очень быстро плавающие рыбы могли улавливаться часто и по нескольку экземпляров столь маломощными орудиями, как горизонталь-

[1] При работах в Беринговом море мы обнаружили в пище одного экземпляра этого вида, пойманного на глубине около 4000 м, помимо остатков кальмара, донных равноногих из семейства Ischnomesidae, а также грунт. Таким образом, C. acrolepis может брать пищу и со дна.

но буксируемые рингтралы. Однако можно допустить, что долгохвостов привлекает свет, испускаемый под влиянием механического раздражения многочисленными попавшими в рингтрал животными; стремясь к источнику света, долгохвосты активно заходят в сетку. Для подтверждения этого предположения можно привести некоторые расчеты, основанные на уловах долгохвостов рингтралами и большой пелагической сетью.

Если допустить, что при лове большой пелагической сетью диаметром в 7 м с глубины 8200 м в нее попали только те долгохвосты, которые находились в профильтрованном ею столбе воды, то в среднем на 1 м³ придется 200 мг долгохвостов, так как весь улов сети составлял 61 кг 320 г, а объем профильтрованной воды равнялся 315 500 м³. Полученный средний показатель биомассы долгохвостов почти в 10 раз превышает среднюю для всего столба воды биомассу зоопланктона (25 мг/м³). Поскольку биомасса предыдущего звена пищевой цепи должна превышать биомассу последующего, полученные отношения представляются невероятными.

Однако все же количество долгохвостов в Курило-Камчатской впадине весьма значительно, и можно думать, что в будущем они смогут служить объектом промысла.

Помимо взрослых долгохвостов, мы вскрыли 4 экз. их мальков длиной от 15 до 150 мм, имея в виду получить сведения по возрастным изменениям питания этих рыб. В желудке малька длиною в 15 мм оказались исключительно веслоногие — 5 экз. Calanus tonsus (IV копеподитная стадия), по одному экземпляру Pseudocalanus и Oithona similis и науплиус Calanoida. У двух мальков длиною в 60—100 мм в желудках было обнаружено по нескольку экземпляров Calanus cristatus (V копеподитная стадия). В желудке малька длиной в 150 мм содержалось 11 экз. молоди Cyclocaris guilelmi. Общие индексы наполнения желудков исследованных мальков очень высокие — 1540—2220‰.

Черные долгохвосты (Coryphaenoides acrolepis) в течение всей своей жизни сохраняют пелагический характер питания, постепенно переходя от потребления мезопланктонных копепод к потреблению крупных представителей макропланктона и нектона. Судя по составу пищи долгохвостов разного возраста, меняется и глубина их обитания. Веслоногие, обнаруженные в желудке малька наименьшей величины, распространены в основном до глубины 100—200 м. Calanus cristatus (V стадия), составляющий пищу мальков среднего размера, наиболее обилен на глубинах 50—500 м, хотя может опускаться и глубже; поскольку в кишечнике исследованных рыбок не встретились глубоководные виды веслоногих, можно предполагать, что мальки этого размера питаются в верхнем 500-метровом горизонте. Наконец, Cyclocaris guilelmi приурочены к глубинам более 500 м. Что касается взрослых C. acrolepis, то, судя по постоянному нахождению в их кишечниках взрослых Gnathophausia gigas, они питаются на глубинах более 2—3 тыс. м., хотя остатки минтая указывают на возможность захвата пищи и на меньших глубинах.

Таким образом, с возрастом черные долгохвосты опускаются из верхнего 200-метрового слоя на глубину в несколько километров, переходя при этом к питанию все более крупными организмами. Эти выводы согласуются с данными по глубинам распределения C. acrolepis, любезно сообщенными нам Т. С. Рассом и Е. Б. Куликовой. Взрослые особи C. acrolepis чаще всего попадались на глубинах от 1000 до 3500 м, поднимаясь к поверхности до 600 м и опускаясь значительно глубже 4000 м. Мальки этого вида неоднократно встречались в ловах на глубине 100—500 м и иногда даже выше 100 м.

Род Lampanyctus

В нашем распоряжении имелись два вида этого рода, приуроченные к разным глубинам — Lampanyctus leucopsarus, обитающий на глубине не более 600 м, и L. nannochir laticauda, живущий на глубинах 500—

1000 м. Состав их пищи оказался весьма сходным, однако имеются некоторые различия, весьма характерные и хорошо согласующиеся с вертикальным распространением обоих видов.

Состав пищи и частота встречаемости отдельных ее компонентов для двух видов Lampanyctus приведены в табл. 3. При вычислении частоты встречаемости приняты во внимание только кишечники, содержавшие пищу.

Таблица 3

Пищевые компоненты и частота их встречаемости у Lampanyctus leucopsarus и L. nannochir laticauda

Пищевые компоненты	Частота встречаемости в %	
	L. leucopsarus	L. nannochir laticauda
Calanus tonsus, V	14	4
C. cristatus, V	72	70
C. cristatus, VI, ♀	—	4
Eucalanus bungii, VI, ♀	57	—
Metridia pacifica, VI, ♀	14	—
Pleuromamma scutulata, VI, ♀	57	4
Pareuchaeta sp.	14	—
Pseudochirella sp.	—	4
Calanoida, gen. sp.	—	13
Conchoecia sp.	14	9
Radiolaria	14	—

Основной пищей для обоих видов Lampanyctus служат Calanoida, и в первую очередь Calanus cristatus. Набор же второстепенных объектов питания обоих видов различен. У L. leucopsarus довольно часто встре-

Таблица 4

Индексы наполнения желудков некоторых пелагических планктоноядных рыб

Вид рыбы	Индекс наполнения			Район	Автор
	мин.	макс.	средн.		
Lampanyctus leucopsarus	26	375	165	Курило-Камчатская впадина	—
L. nannochir laticauda	16	308	82	То же	—
Clupea harengus pallasi	0,4	420	100—200	Северная часть Татарского пролива	М. С. Кун, 1949
C. harengus harengus	4,5	352	50—100	Баренцово море	Г. В. Болдовский, 1941
C. harengus harengus	0,3	173	25,5	Побережье Канады	G. W. Jeffers a. oth., 1936
Caspialosa kessleri pontica	27	391	—	Азовское море	А. В. Окул, 1941
C. brashnikovi	46	132	87,5	Северный Каспий	А. А. Остроумов, 1947
C. saposhnikovi	36	199	85,4	„ „	То же
C. caspia caspia	14	156	—	Каспийское море	Л. А. Чаянова, 1940
Clupeonella delicatula	14	114,6	—	Азовское море	А. В. Окул, 1941
Engraulis encrasicholus	27,9	95,6	—	„ „	То же
E. encrasicholus	82	210	—	„ „	А. Н. Смирнов, 1938
Atherina mochon pontica	29,8	118,5	—	„ „	А. В. Окул, 1941

чаются отсутствующие или редкие у L. nannochir laticauda E. bungii, M. pacifica и C. tonsus, V, не опускающиеся, как правило, ниже 500 м (Виноградов, 1954). С другой стороны, у L. nannochir laticauda обнаружены держащиеся глубже 500 м Calanus cristatus, VI (самка) и Pseudochirella.

Хорошая сохранность пищи обоих видов Lampanyctus позволила нам вычислить общие индексы наполнения их желудков, использовав метод реконструкции веса пищевых компонентов по стандартным весам, опубликованным Е. А. Лубны-Герцык (1953). Полученные данные интересно сопоставить с аналогичными данными по другим планктоноядным, но мелководным рыбам (табл. 4).

Это сопоставление показывает, что индексы наполнения желудков обоих видов Lampanyctus выражаются показателями того же порядка, что и у других планктоноядных рыб. Однако они все же несколько выше, чем у большинства мелководных видов, и уступают только индексам тихоокеанской, черноморской и баренцовоморской сельдей. Таким образом, Lampanyctus в этом отношении не проявляет таких резких отличий от мелководных рыб, какие были отмечены выше для мальков Macruridae.

Другие рыбы

По остальным 11 видам исследованных нами рыб (за вычетом не содержавших пищи) мы располагаем весьма ограниченным материалом, не позволяющим дать сколько-нибудь подробную характеристику их питания. Мы вынуждены ограничиться лишь перечислением немногих содержавшихся в их кишечниках организмов.

Планктоноядными видами можно считать Bassozetus zenkevitchi и Melamphaës. В кишечнике первого вида обнаружены Calanus cristatus, V — 2 экз., Eucalanus bungii, IV—VI — 3 экз., Metridia pacifica, VI (самка) — 1 экз. и Conchoecia sp.— 1 экз. Bassozetus zenkevitchi пойман при вертикальном лове с 2250 м до поверхности, при глубине станции 5125 м; но судя по составу пищи, он питался в верхнем 500-метровом слое. Приведенные данные подтверждают мнение Нибелина (O. Nybelin, 1953) о существовании в составе семейства Brotulidae пелагических рыб, к которым надо причислить и B. zenkevitchi.

В кишечниках обоих исследованных нами видов Melamphaës оказались также планктонные животные. В двух желудках M. nycterinus было найдено по 1 экз. пелагического бокоплава Astyra zenkevitchi, обитающего на глубине более 2000 м (Бирштейн и Виноградов, 1955), в третьем — 2 экз. Conchoecia sp. и 1 экз. ближе не определенного веслоногого рачка. Из двух содержавших остатки пищи кишечников M. rugosus в одном был обнаружен 1 экз. Conchoecia sp., а в другом — фрагменты Calanoida, Chaetognatha и хеты пелагической полихеты Pelagobia.

Этим видам может быть противопоставлен добытый тралом Сигсби с глубины 7200 м Careproctus amblystomopsis как несомненно бентосоядная рыба. В его кишечнике оказалось крупное яйцо осьминога из подсемейства Bathypolypodinae; все представители этого подсемейства прикрепляют яйца к субстрату. Кроме того, были обнаружены хеты донных многощетинковых червей.

К бентосоядным рыбам можно причислить также двух глубоководных угрей — Ilyophis brunneus, пойманного в трал Сигсби на глубине 1200 м, и, вероятно, Histiobranchus infernalis с глубины 3000 м. В желудке первого содержались два сильно переваренных экземпляра двух видов донных Amphipoda, которые точнее определить не удалось, в желудке второго — 1 экз. пелагического бокоплава Lanceola sayana и прекрасно сохранившийся плодик наземного цветкового растения.

М. П. Гричук любезно определила эту находку как плод свидины (Thelycrania, секция Albidae). Свидина представляет собою кустарник

высотой 1,5—3 м, растущий по берегам рек и в заливных лесах. Thelycrania alba известна на Дальнем Востоке из северной Маньчжурии, Японии, северной Кореи, северо-восточного Китая. Плоды Th. alba появляются начиная с августа (Флора СССР, т. XVII, 1951). Таким образом, до того, как попасть в кишечник глубоководного угря, пойманного в мае, плод свидины проделал далекий и продолжительный путь.

Нахождение плодика свидины в кишечнике H. infernalis весьма интересно, так как еще раз указывает на возможность использования глубоководными животными в пищу остатков наземной растительности. Сходные данные сообщил ранее Мортенсен (Th. Mortensen, 1938), обнаруживший остатки растений в кишечнике нескольких видов морских ежей с глубины до 2000 м. Позднее фрагмент листа наземного цветкового растения был найден М. Н. Соколовой в желудке глубоководной креветки Sclerocrangon zenkevitchi из Берингова моря с глубины около 4000 м.

Мы не знаем, был ли плодик съеден угрем в толще воды или подобран на дне, но присутствие в кишечнике угря пелагической Lanceola позволяет допустить возможность использования H. infernalis планктонных животных, несмотря на то, что он был пойман донным орудием лова и ни разу не попадался в планктонные сети. Очевидно, этот угорь способен всплывать надо дном и ловить отдельных пелагических рачков.

Литература

Андрияшев А. П., 1937. К познанию ихтиофауны Берингова и Чукотского морей, Иссл. морей СССР, вып. 25.

Бирштейн Я. А. и Виноградов М. Е., 1955. Пелагические гаммариды (Amphipoda — Gammaridea) Курило-Камчатской впадины, Тр. Ин-та океанол. АН СССР, т. XII.

Болдовский Г. В., 1941. Пища и питание сельдей Баренцова моря, Тр. ПИНРО, вып. 7.

Виноградов М. Е., 1954. Суточные вертикальные миграции зоопланктона дальневосточных морей, Тр. Ин-та океанологии АН СССР, т. VIII.

Крог А., 1935. Жизнь в океанических глубинах, Усп. совр. биол., т. IV, вып. 6.

Кун М. С., 1949. Питание тихоокеанской сельди в северной части Татарского пролива, Изв. ТИНРО, т. 29.

Лубны-Герцык Е. А., 1953. Весовая характеристика основных представителей зоопланктона Охотского и Берингова морей, ДАН СССР, т. XCI, № 4.

Окул А. В., 1941. Питание планктоноядных рыб Азовского моря, Зоол. журн., т. XX, вып. 4—5.

Остроумов А. А., 1947. Питание долгинской сельди и большеглазого пузанка в Северном Каспии, Тр. Волго-Каспийск. научн. рыбхоз. станции, т. IX, вып. 1.

Смирнов А. Н., 1938. Распределение хамсы в Азовском море и ее питание, Тр. АзЧерНИРО, вып. 11.

Чаянова Л. А., 1940. Питание каспийского пузанка Caspialosa caspia, Тр. ВНИРО, т. XIV.

Beebe W. a. Vander Pyl M., 1944. Eastern pacific expedition of the New-York Zoological Society. XXXIII. Pacific Myctophidae, Zool., vol. XXIX, p. 2. No. 9.

Battle H. I., Huntsman A. G., Jeffers A. M., Jeffers G. W., Johnson W. H. a. McNairr N. A., 1936. Fatness, digestion and food of Passamaquoddy young herring, J. Biol. Board Canada, vol. II, No. 4.

Collett R., 1903. Meddelelser om Norges Fiske i Aarene 1884—1901. II. Forh. Vidensk.-Selskab. Christiania, No. 9.

Grieg J. A., 1898. Ichthyologiske notiser, II. Bergens Mus. Aarbok, Nr. III.

Hentschel E., 1936. Allgemeine Biologie des Südatlantischen Ozeans. II. Das Pelagial der Unterwasserschicht, Wiss. Ergeb. Dtsch. Atl. Exped. «Meteor», 1925—1927, Bd. XI.

Illig G., 1930. Die Schizopoden der Deutschen Tiefsee-Expedition, Wiss. Ergeb. «Valdivia», Bd. 22, Hft. 6.

Mortensen Th., 1938. On the vegetarian diet of some deep-sea Echinoids, Annot. Zool. Japón, No. 18.

Nybelin O., 1953. Sur la distribution géographique et bathymétrique des Brotulides, trouvés au dessous de 2000 méters de profondeur, XIV Intern. Zool. Congr., Copenhagen.

Tchernavin V. V., 1953. The feeding mechanism of a deep sea fish Chauliodus sloanei Schneider, Brit. Mus. (Nat. Hist), Dana-Report, No. 36.

Zo Bell C. E., 1953. The occurrence of bacteria in the deep sea and their significance for animal life, XIV Intern. Zool. Congr., Copenhagen.

ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

ТОМ XXXIV 1955 ВЫП. 4

ВЛИЯНИЕ ОСОЛОНЕНИЯ НА РАЗМНОЖЕНИЕ ПРЕСНОВОДНЫХ И ПОЛУПРОХОДНЫХ РЫБ В ВЕСЕЛОВСКОМ ВОДОХРАНИЛИЩЕ

И. Я. СЫРОВАТСКИЙ

Биологический научно-исследовательский институт Ростовского государственного университета им. В. М. Молотова

Веселовское водохранилище лежит в долине р. Западного Маныча, протекающего в пределах Ростовской области. К западу от него расположено Усть-Манычское водохранилище, примыкающее непосредственно к р. Дону, а к востоку — огромное Пролетарское водохранилище, протянувшееся на 150 км в сторону Каспийского моря.

Эти водохранилища резко отличаются друг от друга своим гидрологическим режимом. Усть-Манычское в весенний период заполнялось паводковыми водами Дона и служило местом икрометания донских рыб. Пролетарское водохранилище наполнялось лишь за счет вод местного стока, и его соленость претерпевала крайне резкие изменения; до последнего времени этот водоем был ультрагалинным, за исключением опресненного участка, лежащего у Пролетарской плотины, и только в 1952 г. значительно опреснился поступившей в него кубанской водой.

Веселовское водохранилище начало свое существование в 1933 г. В его гидрологическом режиме наблюдались два резко разнящихся друг от друга периода: период постепенного осолонения, длившийся до 1949 г., и период опреснения, наступивший с этого года в результате поступления пресной воды из р. Кубани по Невинномысскому каналу.

С 1949 г. вода Веселовского водохранилища настолько опреснилась, что соленость перестала быть фактором, тормозящим размножение рыб. Поэтому в настоящей работе рассматривается в основном период осолонения водохранилища.

Материалы по физико-географическому описанию Веселовского водохранилища, по его газовому режиму, биологической продуктивности и другим вопросам здесь не приводятся. Их можно найти в наших работах, опубликованных ранее (Сыроватский, 1941, 1951). Там же имеются более подробные сведения и о гидрохимическом режиме, исследованном А. П. Соколовым.

Краткие сведения о солености Веселовского водохранилища

До 1949 г. Веселовское водохранилище питалось исключительно атмосферными водами, приносимыми преимущественно р. Большим Егорлыком, а также другими, мелкими степными речками и балками, впадавшими прежде в р. Западный Маныч.

Как и многие другие континентальные водоемы степной зоны Советского Союза, это водохранилище имеет солоноватую воду. Осолонение воды в нем объясняется обилием легко растворимых солей в солонцеватых почвах водосборной площади бассейна р. Маныча. Эти соли, вымываемые атмосферными водами, вместе с последними вносятся в водохранилище. Благодаря бессточности водохранилища в первый период его существования и большой испаряемости воды, что свойственно степной полузасушливой зоне, из года в год происходило накопление солей. О солености воды в Веселовском водохранилище по годам дает представление табл. 1, где приведено содержание хлора в миллиграммах на 1 л.

Таблица 1

Исследованная часть водохранилища	Годы										
	1933	1934	1936	1937	1938	1939	1946	1947	1948	1949	1950
	Содержание хлора в мг/л										
Западная . .	1350	1182	2118	1304	1780	2437	2170	1970	2380	1550	895
Восточная . .	—	1332	9963	640	5772	21369	1500	1750	5610	177	190

Наравне с хлоридами, для воды Веселовского водохранилища характерно высокое содержание сульфатов. В табл. 2 приводятся данные по химическому составу воды водохранилища для периода осолонения в процентах-эквивалентах.

Таблица 2

Ионы	Cl'	SO_4''	HCO_3'	$Ca^{\cdot\cdot}$	$Mg^{\cdot\cdot}$	$Na^{\cdot} + K^{\cdot}$
Содержание в процентах-эквивалентах	24,15	24,35	1,5	4,22	13,36	35,42

В табл. 1 приведены данные для периода с апреля по июль. Пониженная соленость в некоторые годы (1934, 1937, 1947) объясняется поступлением большой массы весенних вод. В другие же годы (1936, 1938, 1939, 1948) паводочные воды не были пропущены в водохранилище, что при высокой испаряемости приводило к резкому повышению солености. Водная площадь водохранилища в период с 1933 по 1949 г. колебалась в пределах от 7000 до 22 000 га.

Колебания солености более резко выражены в восточной части водохранилища. Сюда непосредственно вливаются воды р. Большого Егорлыка, сильно опресняющие эту мелководную часть. Однако с прекращением поступления паводочных вод осолонение здесь идет более быстрыми темпами, чем в глубоководной западной части водохранилища. Так, например, в августе 1939 г. содержание хлора в Сарсиновском лимане поднялось до 6,134 г/л, а во Втором Красненьком — до 21,940 г/л. В западной части водохранилища в ноябре того же года содержание хлора поднялось лишь до 2,951 г/л.

После разрушения плотины в период войны и спуска воды из водохранилища произошло самое сильное осолонение его: в августе 1945 г. в западной части содержание хлора, по данным А. П. Соколова, повысилось до 4,7 г/л. В 1946 г. паводочные воды значительно опреснили водохранилище: 27 июля 1946 г. содержание хлора в западной части равнялось 2,17 г/л, а в восточной (лиман Харьков) — 1,50 г/л. Затем соленость стала возрастать, и в мае 1948 г. содержание хлора повысилось до 1,96—3,03 г/л.

Нужно отметить, что в вершинах балок соленость обычно выше, чем в их низовьях или в основной части водохранилища. Так, например, в 1938 г. содержание хлора в западной части водохранилища равнялось в августе — сентябре 2,182 г/л, а в это же время в вершинах балок оно составляло от 2,283 до 4,233 г/л. Особенно характерна в этом отношении балка Большая Садковка, самая длинная и многоводная из балок. В июле 1947 г. содержание хлора в ее вершине равнялось 5,08 г/л, а в устье — 2,09 г/л.

Изменения в солености воды Весловского водохранилища, как будет показано ниже, по-разному сказывалось на размножении отдельных видов рыб, а следовательно, на качественном и количественном составе рыбного населения водохранилища.

Результаты размножения рыб в период осолонения

До пуска кубанской воды в водохранилище обнаружено 27 видов и подвидов рыб. За этот период в их составе произошли существенные изменения: одни из рыб выпали из состава ихтиофауны, число других сократилось, третьи, наоборот, размножились. К концу указанного периода появился новый для Веселовского водохранилища представитель ихтиофауны — серебряный карась.

Основным естественным фактором, влиявшим через размножение на качественный и количественный состав рыб Веселовского водохранилища, была соленость воды. Об изменениях в видовом составе рыб дает представление табл. 3.

Таблица 3

№ п/п	Виды рыб	Годы			№ п/п	Виды рыб	Годы		
		1933—1934	1938—1939	1947—1948			1933—1934	1938—1939	1947—1948
1	Стерлядь	—	+	—	16	Щиповка	+	+	—
2	Язь	+	+	+	17	Сом	+	+	—
3	Тарань	+	+	+	18	Щука	+	+	—
4	Плотва	+	+	+	19	Судак	+	+	+
5	Густера	+	+	—	20	Окунь	+	+	+
6	Лещ	+	+	+	21	Ерш	+	+	—
7	Красноперка	+	+	+	22	Бычок-кругляк	+	+	—
8	Жерех	—	+	—		„ Knipowitschia longicaudata	?	+	+
9	Верховка	+	+	+					
10	Линь	+	+—	—	23				
11	Пескарь	+	+—	+	24	Малая южная колюшка	+	+	+
12	Уклея	+	+	+					
13	Карась золотой	+	+	+	25	Налим	+	—	—
14	„ серебряный	—	—	+	26	Морская игла	+	+	—
15	Сазан	+	+	+	27	Зеркальный карп	—	+	—

Условные обозначения: „+“ наличие в водоеме данного вида рыбы, „—“ его отсутствие, „+—“ наличие в 1938 г. и исчезновение в 1939 г.

Всех рыб, населявших Веселовское водохранилище в период его осолонения, можно разбить по их отношению к солености на пять групп.

К первой группе относятся налим, ерш, пескарь, стерлядь, жерех, линь, сом, а также зеркальный карп. Для этих пресноводных рыб, часть которых являются реофилами, гидрологические условия и содержание солей оказались весьма неблагоприятными, и они к 1940 г. выпали из состава ихтиофауны. Большинство этих рыб были в водохранилище редкими, и только пескарь и линь в первые годы встречались в значительных количествах. Зеркальные карпы были завезены в водохранилище в количестве 27 000 шт. в возрасте 1 года в 1937 и 1938 гг.

Вторую группу составляют щиповка, карась, густера, верховка, уклея и щука. Эти рыбы продолжали жить, хотя и в угнетенном состоянии, при высокой солености 1938 и 1939 гг. В отличие от рыб первой группы, они размножались в 1937 г., когда водохранилище было опреснено (табл. 1); под сомнением остается лишь щиповка. Ни одна из рыб этой группы не дала приплода в 1938—1939 гг., и количество их резко сократилось.

Густера в первые 2 года существования водохранилища была в нем малочисленна. С 1935 г. она стала встречаться в большом количестве, и ее уловы достигали 173 ц в год. Ни в 1938, ни в 1939 г. приплода густеры не обнаружено. Из рыб, взятых для анализа в период икрометания, у 38% крупных экземпляров (18—24 см) зрелость половых продуктов достигла лишь II стадии, а часть самок имела икру в состоянии резорбции. С 1938 г. густера в промысловых количествах отсутствует.

Щука и карась в первые годы, когда вода была наиболее опресненной, дали многочисленное потомство. Уловы щуки в 1935—1939 гг. были значительны (табл. 4) — до 24 кг с 1 га водной площади.

Таблица 4

Годы	1935	1936	1937	1938	1939
Улов щуки в ц	2564,0	2642,5	502,8	1146,8	446,0

Встречались щуки до 1 м длиной и 12,7 кг весом (1938 г.). Однако с повышением солености воды щука перестала размножаться: не было ее приплода ни в 1936, ни в 1938 и 1939 гг. И лишь в 1937 г., когда в восточной части водохранилища содержание хлора снизилось в некоторых местах до 0,6 г/л, щука дала приплод. Отсутствие приплода у щуки в течение ряда лет, при интенсивном ее вылове, привело к тому, что к 1947 г. она совершенно выпала из состава рыб водохранилища. В настоящее время встречается очень редко.

Золотой карась, как и щука, сильно размножился в первые годы. Уже в 1934 г. уловы его достигали 140 кг и более за притонение невода. Годовой улов карася в 1935 г., когда был произведен его отлов, составил 5474 ц, т. е. был больше, чем улов какой-либо другой рыбы. Наступившее затем повышение солености привело к полному прекращению размножения карася. Поэтому запасы его резко пошли на убыль: в 1938 г. его улов составил всего 52,9 ц, а в 1939 г. карась потерял промысловое значение. В этом году ловились лишь отдельные крупные экземпляры размером в 27—29 см. С опреснением Веселовского водохранилища началось возрождение запасов карася, и в 1950 г. он стал обычной рыбой в улове (до 564 экз. за одно притонение невода).

К третьей группе относятся лещ, сазан и красноперка. Эти рыбы в меньшей степени, чем вторая группа, подвергались угнетению и, хотя с малой эффективностью, продолжали размножение и в 1938—1939 гг. при содержании хлора свыше 1 г/л.

Лещ в первые годы нашел в водохранилище благоприятные условия для своего размножения. Благодаря опреснению воды приплод его в эти годы был так велик, что в дальнейшем он стал одной из основных промысловых рыб. Улов леща с 42 ц в 1935 г. поднялся до 5728 ц в 1939 г. После 1935 г. большой приплод был лишь в 1937 г., а в 1936, 1938 и 1939 гг. икрометание леща либо полностью прекращалось, либо было крайне незначительным. Сравнительные данные о результатах размножения в годы опреснения (1937, 1947 и 1949) и осолонения (1938, 1939 и 1948) даны в табл. 5. В этой таблице приводятся средние уловы сеголетков и годовалых рыб (1950 г.) на один замет мальковой волокуши.

Как показало исследование возраста леща в 1939 г., приплод 1936 г., т. е. особи в возрасте 3 полных лет, составляли около 1% всего промысло-

Таблица 5

Показатели	Годы					
	1937	1938	1939	1947	1948	1950
	Сеголетки					Годовалые
Содержание хлора в мг/л	600—1304	1780	2437	Около 1000	2380	190
Средний улов сеголетков леща (шт.)	60	2	0	—	0	49
» » » сазана (шт.)	529	3	2	163	0	45

вого стада этой рыбы в водохранилище. Содержание хлора весной 1936 г равнялось 2 г/л.

Икра леща в 1938 и 1939 гг., за редким исключением, не дозревала до стадии текучести и подвергалась резорбции, что видно из табл. 6.

Таблица 6

Дата анализа (1939 г.)	Стадии зрелости						Число экз. с резорбированной икрой	Всего просмотрено экз.
	II	III	IV	IV—V	V	VI		
	Число экземпляров							
29.III . . .	13	—	152	—	—	—	—	165
7.IV . . .	17	1	155	25	—	—	4	202
20.IV . . .	19	1	36	55	—	—	120	231
29.IV . . .	15	—	—	2	1	—	137	155
5.V . . .	5	—	—	—	2	—	27	34

Опыты, поставленные в 1938 г. в воде Веселовского водохранилища по искусственному оплодотворению леща, показали, что икра при содержании в воде хлора в количестве 1,8 г/л не развивается.

В 1947 г. в результате замора выжили лишь единичные экземпляры леща. Их количество было пополнено за счет производителей из р. Дона, которые впервые отнерестились в 1949 г.

В последующем — 1950 г. даже в крупнояченстый промысловый невод ловилось до 144 экз. годовалого леща за притонение, особенно в восточной, сильно опресненной части водохранилища. В настоящее время лещ — массовая рыба водохранилища.

Западный Маныч с его лиманами и системой балок до зарегулирования стока служил одним из основных мест нереста сазана. В водохранилище эта рыба быстро размножилась и с 1935 г. стала доминирующей в уловах. Уловы сазана здесь составляли до 10560,1 ц в год, или до 96 кг с 1 га водной площади.

Осолонение Веселовского водохранилища сказалось на сазане почти так же, как и на леще. Повышение содержания хлора в 1936 г. до 2 г/л привело к весьма отрицательным результатам: приплод 1936 г. составил менее 1%. Совершенно иное положение наблюдалось в 1937 г., когда содержание хлора понизилось до 0,6—1,3 г/л. Приплод в этом году был настолько велик, что двухгодовалые рыбы составили в 1939 г. 83% всего стада сазана.

Приплод сазана в 1938 и 1939 гг. был ничтожен; в 1938 г. весною содержание хлора повысилось до 1,78 г/л, а в 1939 г.— до 2,44 г/л. Насколько велика разница в результатах размножения сазана между этими годами и 1937 г., можно видеть из данных табл. 5. В 1937 г. средний улов сеголетков на один замет мальковой волокуши составил 529 экз., а в 1938 и 1939 гг.— всего 2—3 экз.; и этот небольшой приплод, возможно, обязан своим появлением временному опреснению некоторых балок ливневыми водами.

В 1946 г. произошло опреснение водохранилища, что сказалось и в 1947 г. Вода Пролетарского водоема, за счет которой происходило пополнение Веселовского водохранилища, содержала не более 1 г/л хлора как в 1946, так и в 1947 г. В результате опреснения в 1947 г. наблюдалось массовое размножение сазана. В любом месте водохранилища мальковая волокуша брала сеголетков до 861 экз. за притонение. О массовом приплоде сазана в 1947 г. говорит и тот факт, что за 2⅓ месяца 1950 г. его было выловлено около 6000 ц, преимущественно в трехгодовалом возрасте.

В 1948 г., вследствие повышения содержания хлора в воде до 2,38 г/л, ıзан не размножался.

Близким к лещу и сазану по отношению к солености оказался серебıный карась, появившийся в водохранилище в военные годы; он, как сазан, дал огромный приплод в 1947 г. и не размножался в 1948 г., ›гда содержание хлора повысилось до 2 г/л. О величине приплода серебıного карася в 1947 г. свидетельствует тот факт, что в 1948—1950 гг. его ыловлено свыше 12 тыс. ц.

Следующая, четвертая группа промысловых рыб, куда отноıтся полупроходные — судак и тарань — и пресноводные — язь окунь,— оказалась более выносливой в условиях солености Веселовского ›дохранилиша, чем лещ и сазан.

Судак в промысловом отношении занимает третье место в Веселовском ›дохранилище — после сазана и леща. В водохранилище его было мало, › он сильно размножился, и его уловы с 31 ц в 1935 г. возросли до 765 ц в 1938 г. Анализом возрастного состава стад судака в 1934 г. устаовлено, что 95% всех рыб — сеголетки. В этом году было сильное обводıение водохранилища и связанное с ним опреснение (до 1 г/л хлора ниже). Но для судака, как и для других рыб рассматриваемой группы, арактерно то, что он размножается не только при содержании хлора г/л, но и при более высоком содержании; так, он давал значительный риплод в 1938 и 1939 гг., когда содержание хлора в весенний период овышалось до 1,8 и 2,4 г/л; однако в годы такого высокого осолонения еличина приплода была значительно ниже, чем в годы опреснения водоранилища. Об этом говорят приведенные в табл. 7 средние цифры улов сеголетков судака за притонение мальковой волокуши. Здесь же даны ловы сеголетков окуня, тарани и язя.

Таблица 7

Виды рыб	Годы					
	1937	1938	1939	1947	1948	1949
	Среднее колич. экз. в уловах					
удак	1325	235	23	Единично	—	8
кунь	153	80	4	—	—	210
ıрань	258	30	24	97	0	100
зь	131	8	7	35	0	3

Производителей судака в 1947 и 1948 гг. в водохранилище не было. Они были завезены сюда и впервые участвовали в нересте в 1949 г.

Из табл. 7 видно, что хотя судак и снижает при повышении солености вой приплод, он все же продолжает давать потомство при содержании лора почти до 2,5 г/л. В 1936 г. В. П. Троицким (1937) были проведены аблюдения над развитием искусственно оплодотворенной икры судака воде водохранилища с содержанием хлора 2 г/л. Икра развивалась ормально, из нее вышли личинки, которые и были выпущены в водохраилище.

Тарань в Веселовском водохранилище показала такую же приспособенность к солености, как и судак. Эта рыба, ежегодно мигрировавшая Маныч для нереста, оставшись здесь благодаря сооружению плотины, тала одной из многочисленных рыб водохранилища.

Тарань, давшая наиболее обильный приплод в годы опреснения водоранилища — в 1937 и 1947 гг., не переставала размножаться и при повыленной солености воды — в 1938 и 1939 гг. (табл. 7), хотя величина приплода в эти годы резко сократилась (в 1939 г. в 10,5 раза по сравнению

с 1937 г.). В 1948 г. при повышении содержания хлора до 2 г/л приплод тарани нами обнаружен не был. Если он и имелся, то, очевидно, в таком незначительном количестве, что им можно пренебречь. Отсюда можно сделать вывод, что повышение содержания хлора до 2 г/л и выше на воспроизводстве тарани, а следовательно, и на ее запасах сказывается отрицательно.

С 1949 г., когда наступил период опреснения, в водохранилище в массовом количестве размножалась плотва. О высокой приспособленности других подвидов плотвы, близких к тарани, свидетельствуют данные ряда авторов: П. М. Коновалова (1950), Н. А. Гладкова (1935), Г. В. Николь ского (1940) и В. С. Ивлева (1940).

Язь также показал большую приспособленность к солености Веселовского водохранилища. Он реагировал на повышение солености подобно тарани: дал обильное потомство в 1937 г. и сильно его снизил, почти в 19 раз, в 1939 г. В 1947 г., в связи с опреснением водохранилища, язь сильно размножился, несмотря на то, что его производителей после зимнего замора 1946/47 г. осталось мало. Улов сеголетков язя в 1947 г. колебался от 1 до 150 экз. за притонение, составив в среднем 35 экз. В 1948 г., когда содержание хлора превысило 2 г/л, приплода язя не было. Нужно отметить, что в годы большого осолонения водохранилища у язя наблюдалась резорбция икры, хотя и не в такой большой степени, как у леща. Так, в 1938 г. были проанализированы партии язя по 46—148 экз., и среди них обнаружено от 5 до 14 экз. с резобирующейся икрой. Также же рассасывание икры наблюдалось и в 1948 г. Следовательно, предельным содержанием хлора для размножения язя нужно считать 2 г/л. Возможно, что эта цифра завышена, так как не исключена возможность размножения нерестующего язя в вершинах некоторых балок во время притока весенних талых вод.

Благодаря указанной адаптации язя к солености, запасы его в водохранилище не снизились, а, наоборот, повысились. В восстановленном после войны водохранилище язь снова размножился, но в опресненном роде он не стал более многочислен, чем в период осолонения. Тот факт, что в замкнутом бессточном водоеме, притом с солоноватой водой, язь не только не выпал из состава ихтиофауны, но размножился и показал хороший темп роста, говорит о лимнофильности этой рыбы.

Окунь оказался не менее приспособленным к солености Веселовского водохранилища, чем судак. Обычная рыба озер и лиманов, связанных с р. Манычем, окунь в первые годы образования водохранилища дал большое потомство: в 1933 и 1934 гг. его сеголетков попадало в невод по нескольку сот штук, был случай улова в 200 кг. О влиянии солености на размножение окуня говорят данные об улове его сеголетков по отдельным годам при разной солености (табл. 7).

Обращает на себя внимание, что в 1936 г., по данным В. П. Троицкого (1937), приплод окуня был высоким, как и в 1937 г.— 172 экз. за притонение, хотя в первом случае соленость была выше в два-три раза. Равным образом и в 1938 г., несмотря на повышение содержания хлора до 1,8 г/л, разница в приплоде по сравнению с 1937 г. была не очень резкой. Лишь в 1939 г., при содержании в воде 2,437 г/л хлора, наблюдалось резкое снижение количества молоди окуня в водохранилище.

Приведенные данные говорят о большой выносливости окуня по отношению к солености. Опыты, поставленные В. П. Троицким в 1936 г. в воде водохранилища с содержанием хлора 2 г/л, показали, что развитие икры окуня при этой солености происходит нормально.

К 1949 г. количество производителей окуня возросло, приплод его в этом году был очень обильным, чему способствовало сильное опреснение воды.

К пятой группе относятся малая южная колюшка, морская игла и бычок Knipowitschia longicaudata.

Соленость Веселовского водохранилища в 1938—1939 гг.— в годы наибольшего осолонения — оказалась для этих рыб благоприятной, и они, особенно колюшка и бычок, увеличились в числе.

После опреснения водохранилища кубанской водой из названных рыб реже всего встречается морская игла; бычок и особенно колюшка стали редкими. Отсутствие морской иглы в 1947 г., очевидно, объясняется ее гибелью от замора в зиму 1946/47 г.

Сравнительные данные о влиянии солености на размножение леща, сазана и судака

В этом разделе особое внимание уделяется сазану, лещу и судаку по следующим соображениям: во-первых, они являются основными рыбами водохранилищ, во-вторых, в литературе имеются сравнительные данные о влиянии солености на размножение этих рыб.

Исследование размножения рыб в Веселовском водохранилище позволяет сделать следующие выводы в отношении леща, сазана и судака.

Лещ и сазан при том соотношении солей, которое существовало в Веселовском водохранилище в период его осолонения, нормально размножались, если содержание хлора не превышало 1 г/л (общая минерализация — 4 г/л). При дальнейшем повышении солености — до 1,3—1,8 г/л хлора — размножение резко сокращается, и должное пополнение запасов этих рыб не обеспечивается.

Судак переносит большее осолонение, чем лещ и сазан. Он дает значительный приплод при содержании хлора в воде до 2 г/л. Все же эффективность его размножения при высокой солености, особенно если содержание хлора превышает 2 г/л, сильно снижается.

Для успешного совместного выращивания леща, сазана и судака — нормального воспроизводства первых двух видов и обеспечения рыбной пищей судака — содержание хлора в воде не должно превышать 1 г/л.

Имеющиеся в литературе данные по рассматриваемому вопросу разноречивы: одни из них согласуются с нашими данными, другие расходятся с ними.

Опытами П. М. Коновалова и З. А. Коноваловой (1952) с азовским судаком установлено, что предельное содержание хлора для развития его икры — 2,5 г/л. Е. Куделина считает, что оптимальные условия для нереста судака создаются при содержании хлора 1,5 г/л. Если иметь в виду, что первые из названных авторов говорят о предельном, а вторая — об оптимальном содержании хлора, можно считать, что результаты их экспериментов близки к тому, что наблюдалось в естественных условиях в Веселовском водохранилище.

Несколько особняком стоят выводы В. И. Олифан (1935). Она допускает предельную соленость для развития икры и личинок азовского судака в 7,5‰ (около 4 г/л хлора). Этот показатель солености нам кажется завышенным и не согласуется с наблюдениями в Веселовском водохранилище.

Что касается леща, то с нашими данными совпадают результаты экспериментальных исследований П. М. Коновалова и З. А. Коноваловой (1952). Работая с икрой донского леща, они установили, что уже при содержании хлора 0,5—1 г/л удваивается, по сравнению с контролем, количество уродливых личинок и на 30% уменьшается их выживаемость. С дальнейшим повышением солености резко возрастает выход уродливых личинок, а также их смертность. К такому же выводу приходит П. М. Коновалов (1950) и в отношении леща Аральского моря. Им установлено, что предельной границей для развития икры леща является содержание хлора ниже 1,5 г/л и ближе к 1 г/л.

Обращает на себя внимание тот факт, что, несмотря на разные хлорные коэффициенты воды Азовского моря, Веселовского водохранилища и Аральского моря, предельная величина хлора для нормального развития икры леща и сазана одна и та же.

В. И. Олифан (1935), ставившая эксперименты с донским лещом, считает предельной соленостью для развития икры и личинок леща 7,5‰, что составляет в хлоре около 4‰. Высокую предельную соленость приводит В. С. Ивлев (1940) для каспийского леща — 7‰. П. М. Коновалов указывает, что В. И. Олифан в своих опытах не использовала самых ранних, чувствительных стадий икры. Привлекает внимание, что у В. И. Олифан указана одна и та же предельная соленость — 7,5% — для леща и судака, тогда как, по данным П. М. Коновалова и нашим наблюдениям, икра и личинки судака значительно выносливее, чем таковые леща.

Что касается В. С. Ивлева, установившего предельную соленость для леща в 7‰, то в его работе имеются указания, что уже при 5‰ у леща появляются уродливые личинки. Следовательно, вполне нормальная соленость для развития икры и личинок этих рыб — ниже указанных величин и приближается к нормам, установленным П. М. Коноваловым и нами.

Литературные сведения о влиянии солености воды на размножение сазана относятся к трем бассейнам — Азовскому, Аральскому и Каспийскому.

П. М. Коновалов и З. А. Коновалова считают, что верхним пределом для развития икры азовского сазана является содержание хлора 1,5 г/л. Однако в единственном опыте, о котором сообщают авторы, при указанной солености эмбрионы в стадии формирования оказались уродливыми. Это говорит о том, что для нормального развития икры сазана нужна более низкая соленость. Что касается аральского сазана, то П. М. Коновалов, отмечая несколько бо́льшую выносливость его икры по сравнению с лещом, считает предельным содержанием хлора для ее нормального развития 1 г/л.

Таким образом, данные П. М. Коновалова совпадают с нашими данными по вопросу о предельной солености для нормального нереста сазана.

Иные показатели дают В. С. Ивлев (1940) для волжского, а Э. А. Бервальд (1950) и В. С. Кирпичников (1954) для аральского сазана. В. С. Ивлев на основании своих опытов устанавливает, что предельной концентрацией для развития икры волжского сазана является соленость в 10‰. В то же время он отмечает, что уже при 4‰ появляются уродливые личинки. Этот показатель солености приближается к нашим данным по веселовскому сазану.

Э. А. Бервальд принимает, что аральский сазан нерестится при солености до 11,5‰. Эту точку зрения поддерживает В. С. Кирпичников. Он ставил опыты с личинками, вышедшими из икры, собранной на морских нерестилищах. В аральской воде соленостью до 10‰ из икры выклевывались и развивались нормальные личинки. Г. В. Никольский (1940) также подтверждает, что сазан, равно как и судак, окунь и вобла, нерестится в самом море при его обычной солености в 10 г/л.

Сопоставляя данные разных авторов по вопросу о солеустойчивости аральского сазана, В. С. Кирпичников приходит к выводу, что исследователи имели дело с разными биологическими группами сазана: одни с морским сазаном, приспособившимся к нересту в морской воде, другие (П. М. Коновалов) — с полупроходным сазаном, нерестующим в реке. Возможность приспособления сазана в целях размножения мы уже отмечали в нашей работе (Сыроватский, 1941). Вместе с тем не исключено, что различия во мнениях авторов по вопросу о предельной солености для размножения рыб зависят и от различий в методах исследования и от разного понимания «предельной солености». Одни понимают под этим самые крайние границы солености, при которой еще возможно оплодотворение и развитие икры. Другие под предельной соленостью понимают такую, при которой оплодотворение и развитие происходят без заметных отклонений от нормы. Третьи говорят об оптимальных условиях для размножения. Эта путаница в понятиях и вносит разнобой в конечные выводы. Возможно также, что на размножение по-разному влияют воды с различным соотношением солей.

С нашей точки зрения, наиболее достоверными являются итоги большого естественного эксперимента, поставленного самой природой в Веселовском водохранилище, основанные на учете конечного результата размножения — приплода, хотя на величину этого приплода, естественно, помимо солености, могут влиять и другие факторы.

Наличие у сазана и других рыб различных приспособлений к условиям солености важно для практики заселения этими рыбами водоемов: следует выбирать такую биологическую группу, которая размножается в воде с соленостью, близкой к солености заселяемого водоема.

О некоторых практических выводах по рыбохозяйственному освоению солоноватых водоемов

Материалы по влиянию осолонения на размножение рыб без дополнительных данных о роли хозяйственной деятельности в преодолении этого влияния не могут дать правильного представления о процессе развития рыбного населения в Веселовском водохранилище. Поэтому необходим-

кратце остановиться на практических мероприятиях по рыбохозяйственному освоению водохранилища в период его осолонения.

Промысел в водохранилище зиждется на трех ценных рыбах — леще, сазане и судаке. Это полупроходные рыбы донского происхождения. Опыт их разведения в водохранилище показал, что они хорошо приспособились к жизни в стоячем замкнутом водоеме, не испытывая угнетения от задержки их ската в море. Мало того, они размножались при содержании хлора в воде водохранилища до 1—2 г/л.

Этот эксперимент широкого масштаба, заложенный в Веселовском водохранилище в 1933 г., в настоящее время широко используется для зарыбления других водохранилищ, в частности Цимлянского.

В период осолонения водохранилища, как показано в предыдущем разделе, приплода сазана и леща не было в течение ряда лет, или он был настолько мал, что не мог в сколько-нибудь заметной степени пополнять их запасы. Обычно в таких случаях, при интенсивном промысле, неминуемо происходит падение запасов рыб. В Веселовском водохранилище этого не наблюдалось. Здесь до самого разрушения плотины (во время войны) уловы продолжали стоять на высоком уровне, превышая 100 кг с 1 га водной площади.

Такого положения удалось добиться благодаря решительным мерам по охране молодых рыб от вылова. С этой целью были установлены высокие промысловые нормы на леща, сазана, а также судака, а главное, был организован выпуск всей молоди этих рыб из неводов обратно в воду.

Для Веселовского водохранилища за все время его существования характерно резкое преобладание ценных промысловых рыб над малоценными. Если в 1935 г. «мелочь» в улове составила 36,3%, то в 1939 г. ее количество сократилось до 2,3%. При этом среди ценных рыб лещ, сазан и судак составляли 82,5—90,5%. Несомненно, что известную роль в уменьшении количества малоценной рыбы сыграло осолонение водохранилища. Однако этому фактору нельзя придавать исключительного значения, так как он уменьшал и приплод ценных рыб. В сокращении численности малоценных рыб большую роль сыграли, во-первых, указанные выше мероприятия по сохранению молоди ценных рыб, во-вторых, хищническая деятельность щуки и особенно судака, который специально разводился для этой цели (Сыроватский, 1953). Подтверждением сказанному служит тот факт, что и после опреснения водохранилища кубанской водой малоценные рыбы составляли ничтожный процент (например, в 1950 г.— 3,9%). Нужно заметить, что в Веселовском водохранилище применялись всегда только крупноячеистые невода. Потребителем же «мелочи» был судак.

Как показали наши исследования, эффективное размножение леща и сазана может происходить при содержании хлора до 1 г/л, а судака — до 2 г/л. Однако при содержании хлора свыше 1 г/л наступает диспропорция между потребностью судака в пище и количеством последней вследствие ее уменьшения под влиянием осолонения. В таких случаях судак переходил на питание собственным потомством или бычком Knipowitschia longicaudata, количество которого в годы осолонения увеличивалось. Однако такой пищи было недостаточно, и судак отставал в росте и худел. Поэтому поддержание запасов судака на высоком уровне и с хорошей упитанностью при совместном выращивании его с сазаном и лещом возможно при той же предельной солености, которая установлена для леща и сазана. При выращивании судака в более соленых водоемах необходимо обеспечить его рыбной пищей: упомянутым бычком, таранью, возможно, тюлькой, атериной и другими солоноватоводными рыбами.

Результаты исследований на Веселовском водохранилище имеют важное практическое значение в предстоящем использовании Пролетарского водохранилища. При богатых природных условиях рыбохозяйственная ценность этого водохранилища зависит от его солевого режима. В годы

сильного опреснения обычно безрыбное водохранилище, благодаря массовому размножению рыб в нем, приобретало большую рыбохозяйственную ценность. Так, в 1932 г., когда содержание хлора упало до 1 г/л (в октябре 1931 г. оно составляло 25 г/л, а в июле 1930 г.— 118 г/л), приплод рыб был настолько велик, что за 2 года — 1932 и 1933 — было выловлено, по данным В. П. Троицкого, 60—65 тыс. ц рыбы (из этого количества 90% сазана). С 1934 г., ввиду осолонения, этот водоем потерял рыбохозяйственное значение (Сыроватский, 1941). Уловы возросли снова с 1951 г., когда в водохранилище стала поступать кубанская вода. Однако вследствие нерегулярного поступления пресной воды Пролетарское водохранилище находится под угрозой засолонения (Сыроватская, 1954). Между тем этот высокопродуктивный водоем с проектной площадью около 100 тыс. га может дать при регулировании его солености в пределах тех норм, которые установлены на Веселовском водохранилище для сазана, леща и судака, не менее 80 кг рыбы на 1 га.

Литература

Бервальд Э. А., 1950. Биология размножения основных промысловых рыб Арала, Мат. по ихтиофауне и режиму вод бассейна Аральского моря, изд. МОИП.

Гладков Н. А., 1935. Материалы по биологии и промыслу аральской воблы, Тр. Аральск. отд. ВНИРО, IV.

Ивлев В. С., 1940. Влияние солености на оплодотворение и развитие икры некоторых каспийских полупроходных рыб, Зоол. журн., т. XIX, вып. 3.

Кирпичников В. С., 1954. Солеустойчивость аральского сазана, Вопросы ихтиол., 2.

Коновалов П. М., 1950. Опыты по изучению влияния солености на развитие икры воблы, леща и сазана, Мат. по ихтиофауне и режиму вод Аральского моря, изд. МОИП.

Коновалов П. И. и Коновалова З. А., 1952. Допустимые границы осолонения нерестилищ полупроходных рыб, Зоол. журн., т. XXXI, вып. 1.

Никольский Г. В., 1940. Рыбы Аральского моря, изд. МОИП.

Олифан В. И., 1935. Экспериментальные эколого-физиологические исследования над икрой и личинками рыб, Зоол. журн., т. XIV, вып. 1.

Сыроватская Н. И., 1954. Пролетарское водохранилище и его рыбохозяйственные перспективы, Рыбн. хоз-во, № 9.

Сыроватский И. Я., 1941. Проблема Манычей и рыбное хозяйство, Работы Доно-Кубанск. науч. рыбохоз. станции, вып. 7.—1951. Опыт направленного формирования Веселовского водохранилища, Агробиология, № 2.— 1953. О биологической роли и рыбохозяйственном значении судака в водохранилищах, Зоол. журн., т. XXXII, вып. 3.

Троицкий В. П., 1937. Отчет о деятельности отдела организации рыбного хозяйства Манычстроя за 1936 г., Ростов-на-Дону.

ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

ТОМ XXXIV 1955 ВЫП. 4

О МОРФОЛОГИЧЕСКОМ СХОДСТВЕ БЛИЗКИХ ВИДОВ СКУМБРИИ И БИОЛОГИЧЕСКИХ РАЗЛИЧИЯХ В ПРЕДЕЛАХ ВИДА SCOMBER SCOMBRUS L.

Ф. С. ЗАМБРИБОРЩ

Одесский государственный университет им. И. И. Мечникова

Как известно, скумбрия, или макрель, широко распространена в Атлантическом океане, Средиземном и Черном морях, заходит в Баренцово и редко в Белое море. Вопрос — образует ли данный вид локальные расы — не нашел еще своего разрешения, хотя исследования скумбрии в этом направлении проводились.

Валиани (S. Valiani, 1936) провел биометрическое исследование средиземноморской и североморской скумбрии по ряду признаков и при этом нашел, что они отличаются своими размерами, отношениями между длиной головы и общей длиной тела, а также отношениями между длиной рыла и длиной головы. Выделить средиземноморскую скумбрию в отдельную расу Валиани не решился.

Лисснер (H. Lissner, 1937), изучая скумбрию, вылавливаемую в Босфоре, нашел, что она является мелкой формой средиземноморской скумбрии и отличается от последней, особенно от атлантических форм, временем нереста. А. В. Кротов (1940) также предполагает наличие биологических различий между европейскими формами скумбрии, хотя данных, подтверждающих свое предположение, не приводит.

Материал и методика

Нашими морфологическими исследованиями охвачены черноморская скумбрия, североморская скумбрия[1] и японская скумбрия (Pneumatophorus japonicus Houtt.)

По этим формам изучались следующие признаки: число позвонков, число лучей в I D, II D, A, P, V и число жаберных тычинок на первой жаберной дуге.

Из пластических признаков изучались индексы, выраженные в процентах от абсолютной длины рыбы (длина головы, антедорсальное и антевентральное расстояние, длина рыла, длина нижней челюсти, вертикальный диаметр глаза, высота головы у затылка, длина хвостового стебля) и в процентах от длины головы (длина рыла, длина нижней челюсти, высота головы у затылка и вертикальный диаметр глаза). При этом мы составили вариационные ряды и отыскивали основные элементы M, $m\sigma^2$. Сравнение признаков исследованных форм проводилось по формуле дифференции рядов $M_1 - M_2 : \sqrt{m_1^2 + m_2^2}$. Возраст, рост и созревание исследовались только у черноморской скумбрии.

Результаты исследования

По меристическим признакам (табл. 1) между черноморской и североморской скумбрией реальных различий нет. Хотя средние величины индексов пластических признаков (табл. 2) черноморской и североморской

[1] За предоставление (присылку) мне североморской скумбрии выражаю благодарность Н. Е. Сальникову.

[2] В измерениях и частичной обработке материала принимали участие студенты К. Карачевцева и Т. Скрипка — по черноморской скумбрии и чирусу, а З. Гончарова — по японской скумбрии.

Таблица 1

Сравнительная таблица меристических признаков чируса, черноморской и североморской скумбрий

Наименование признаков	Чирус (M ± m)	Дифференция между чирусом и черноморской скумбрией	Черноморская скумбрия (M ± m)	Дифференция между черноморской и североморской скумбрией	Североморская скумбрия
Число лучей в I D	12,71±0,08	8,8	11,65±0,09	2,5	11,3 ±0,11
„ „ „ II D	11,89±0,03	1,1	11,82±0,05	0,7	11,7 ±0,17
„ „ „ A	12,83±0,04	11,5	11,91±0,07	1,4	11,7 ±0,14
„ „ „ P	18,32±0,08	1,0	18,24±0,02	2	18,6 ±0,17
„ „ „ V	4,97±0,03	2,2	4,88±0,03	—	5,0 ±0
„ жаберных тычинок . .	35,34±0,52	12,0	41,9 ±0,22	0,1	42,83±0,40

Таблица 2

Сравнительная таблица индексов пластических признаков чируса, черноморской и североморской скумбрии

Наименование признаков	Чирус (M ± m)	Дифференция между чирусом и черноморской скумбрией	Черноморская скумбрия (M ± m)	Дифференция между черноморской и североморской скумбрией	Североморская скумбрия (M ± m)
Абсолютная длина рыбы в см . .	17,8	—	22,9	—	31,3
В процентах от всей длины рыбы:					
1. Длина головы	23,79±0,08	9	22,6 ±0,1	2	22,3 ±0,12
2. Антедорсальное расстояние .	30,71±0,15	5,7	29,63±0,13	1,1	29,92±0,22
3. Антевентральное „ . .	28,49±0,1	8,0	27,23±0,11	1,6	26,8 ±0,22
4. Длина рыла	7,84±0,07	5,6	7,05±0,12	0,3	7,01±0,06
5. „ нижней челюсти . . .	12,68±0,04	5	12,14±0,11	3,0	11,72±0,08
6. Вертикальный диаметр глаза	5,06±0,03	5	4,85±0,03	24	3,86±0,03
7. Высота головы у затылка . .	14,25±0,08	3,4	13,81±0,1	1,8	14,08±0,11
8. Длина хвостового стебля . .	23,34±0,13	0,05	23,35±0,15	8	21,38±0,2
В процентах от длины головы:					
1. Длина рыла	33,5 ±0,38	5	31,21±0,24	0,9	31,5 ±0,21
2. „ нижней челюсти . . .	52,7 ±0,23	1,1	53,3 ±0,47	1,1	52,67±0,34
3. Высота головы у затылка . .	60,2 ±0,39	1,3	59,24±0,63	4,4	63,3 ±0,63
4. Вертикальный диаметр глаза	21,18±0,14	4	22,23±0,22	19	17,3 ±0,14
5. Заглазничная длина головы	47,66±0,25	1,8	46,95±0,3	3	48,08±0,25

скумбрии и имеют небольшие колебания, но различия, выведенные по формуле дифференции рядов, у большинства признаков оказались несущественными. Исключение составляют вертикальный диаметр глаза и длина хвостового стебля, выраженные в процентах от всей длины, а также высота головы у затылка и вертикальный диаметр глаза — в процентах от длины головы.

Высота головы у затылка может в расчет не приниматься, поскольку этот признак, будучи выраженным в длине всей рыбы, реальных различий не дает. Что касается длины хвостового стебля, то здесь, несомненно,

имелись различия при измерении[3]. Лишь диаметр глаза, отрицательно коррелируя с длиной рыбы, дает значительное реальное различие.

Таким образом, черноморская скумбрия является как бы пропорционально уменьшенной формой североморской скумбрии.

Беглый анализ табл. 1 и 2 приводит к убеждению, что черноморская скумбрия морфологически не обособилась от атлантической в локальную расу. Однако черноморская скумбрия отличается от средиземноморской и атлантической другими, характерными для нее признаками и свойствами.

Известно, что черноморская скумбрия почти никогда не достигает размеров североморской. Встречающиеся в Черном море единичные экземпляры крупной скумбрии могут проникать сюда из Средиземного моря. Предполагая, что внешнее морфологическое сходство могло удерживаться у родственных форм вследствие сходного образа жизни, мы провели исследования тех же признаков у японской скумбрии из Японского моря.

Японская скумбрия обитает в бассейне Тихого океана, а также в Средиземном и Черном морях. От атлантической она отличается наличием плавательного пузыря. О других признаках можно судить по табл. 3 и 4.

Сравнительный анализ меристических признаков дан в табл. 3, из которой явствует, что японская скумбрия отличается от черноморской и североморской несколько меньшим числом лучей в I D. Небольшие различия имеются также в количестве жаберных тычинок. Что касается пластических признаков, выраженных в процентах от длины всей рыбы (табл. 4), то между исследованными формами скумбрии реальных различий нет, за исключением величины диаметра глаза. Незначительными расхождениями средних величин других индексов можно в данном случае пренебречь.

Таблица 3

Сравнительная таблица меристических признаков черноморской, японской и североморской скумбрии

Наименование признаков	Черноморская скумбрия (M ± m)	Дифференция между черноморской и японской скумбрией	Японская скумбрия (M ± m)	Дифференция между японской и североморской скумбрией	Североморская скумбрия (M ± m)
Число лучей в I D	11,65±0,09	28	8,76±0,04	23	11,3 ±0,11
» » в II D	11,82±0,05	—	12,0±0	—	11,7 ±0,17
» » в A	11,91±0,07	0,9	11,84±0,04	0,9	11,7 ±0,14
» » в P	18,24±0,02	—	17,0 ±0	—	18,6 ±0,17
» » в V	4,88±0,22	—	5,0±0	—	5,0 ±0
» жаберных тычинок	41,9 ±0,22	2,5	41,24±0,14	3,3	42,83±0,46

Следовательно, японская скумбрия является как бы пропорционально увеличенной формой атлантической скумбрии. Внешнее сходство их настолько велико, что если бы не было других критериев для различия, других признаков (плавательного пузыря), то эти виды мы не могли бы отличить друг от друга.

Но почему сохраняются относительно неизменными внешние морфологические признаки, почему разные формы европейской макрели, а также японская скумбрия так поразительно сходны между собой? Мы полагаем,

[3] Неточность измерений может быть обусловлена близостью расположения первого плавничка хвостового стебля к анальному плавнику.

что это сходство есть результат не только близкого генетического родства этих форм, но и сходного образа жизни, несмотря на то, что внешняя среда сама по себе в деталях может быть различной (Черное море и Северное, Северное и Японское).

Таблица 4

Сравнительная таблица индексов пластических признаков черноморской, японской и североморской скумбрии

Наименование признаков	Черноморская скумбрия (M ± m)	Дифференция между черноморской и японской скумбрией	Японская скумбрия (M ± m)	Дифференция между японской и североморской скумбрией	Североморская скумбрия (M ± m)
Абсолютная длина рыбы в см . .	22,9	—	41,24	—	31,3
В процентах от всей длины рыбы:					
1. Длина головы	22,6 ±0,1	3	22,06±0,15	1,1	22,3 ±0,12
2. Антедорсальное расстояние	29,63±0,13	2,7	30,06±0,1	0,6	29,92±0,2
3. Антевентральное „	27,23±0,11	1,8	27,6 ±0,17	2,8	26,8 ±0,2
4. Длина рыла	7,05±0,12	0,58	7,59±0,92	0,6	7,01±0,0
5. „ нижней челюсти . . .	12,14±0,11	1,3	13,09±0,7	2,0	11,72±0,0
6. Вертикальный диаметр глаза	4,85±0,03	5,5	2,29±0,48	3,2	3,86±0,0
7. Высота головы у затылка. .	13,81±0,1	0,6	13,23±0,9	0,9	14,08±0,1
8. Длина хвостового стебля . .	23,35±0,15		21,7 ±0	—	21,38±0,2
В процентах от длины головы:					
1. Длина рыла	31,2 ±0,24	5,7	32,74±0,12	4,8	31,5 ±0,2
2. „ нижней челюсти . . .	53,3 ±0,47	2,3	54,46±0,11	5,4	52,67±0,3
3. Высота головы у затылка. .	59,24±0,63	0,1	59,16±0,15	6,2	63,3 ±0,6
4. Вертикальный диаметр глаза	22,23±0,22	50	10,59±0,07	43	17,3 ±0,1

Решающим моментом в формировании видовых признаков, несомненно, являются условия размножения, которые у европейской и японской скумбрии сходны. Черноморская скумбрия размножается в Мраморном море. Ее нерестилища, как предполагает Лисснер, находятся близко от берега, над глубинами в 60 м, где соленость достигает 26‰, а температура в поверхностных слоях воды — около 10°.

О сходных условиях развития можно судить по размерам икринок (0,93—1,15 мм у японской и 0,86—1,38 мм у европейской), их жировых капель (0,26—0,30 мм у первой и 0,25—0,36 мм у второй), по темпу развития (2—7 суток при температуре в 13—18° у японской и 3—8,5 суток при температуре в 10—21° у европейской) и др.

Было бы ошибкой отрицать влияние внешних условий на взрослых рыб. Качество и количество корма, его распределение, подвижность, способ добычи и т. д., несомненно, влияют на форму тела рыбы, на темп роста. Форма скумбрии наиболее обтекаема, наиболее пригнана к условиям среды и соответствует образу жизни рыбы. Любое изменение пропорций тела повело бы за собой нарушение этой «идеальной» формы, ухудшились бы условия передвижения, питания и т. д. Поэтому если вид попадает в новые экологические условия (например, атлантическая макрель в Черное море с соленостью в два раза меньшей, чем в океане), но не изменяет способа добывания пищи, своего образа жизни, форма его остается почти неизменной. Пониженная соленость черноморской воды, ее богатство биогенными веществами способствуют обильному развитию зоопланктона — основного корма скумбрии. В результате улучшения усло

вий питания, несомненно, должны ускориться рост и созревание половых желез рыб [4].

В Черном море, помимо скумбрии, широко известна у наших берегов младшая ее возрастная группа, называемая чирусом. Как видно из табл. 1, чирус отличается от скумбрии числом лучей в I D, числом лучей в A и числом жаберных тычинок. Средние величины первых двух признаков у чируса несколько больше, чем у скумбрии. Эти различия могли возникнуть вследствие неточности подсчета: последние, очень укороченные лучи в I D скрыты у скумбрии в кожистой складке и при подсчете часто остаются незамеченными. Что касается лучей в A, то здесь в связи с укороченным хвостовым стеблем чируса мог причисляться к A первый плавничок хвостового стебля.

Более существенные различия наблюдаются в числе жаберных тычинок, количество которых увеличивается с ростом рыбы. Чирус почти по всем признакам, выраженным в абсолютной длине рыбы, отличается от скумбрии. Он более вальковат, поэтому более длинноголов, длиннорыл, с большими антедорсальным и антевентральным расстояниями.

Перечисленные различия в течение лета постепенно уменьшаются с увеличением длины рыбы. Так, например, у чируса длиной в 16,4 см длина головы составляет 24,3%; при длине 17,8 см — 23,8% и далее соответственно: 18,9 см — 23,5%; 20 см — 23,4%; у скумбрии длиной в 22,9 см длина головы составляет 22,6%. Коррелятивные изменения наблюдаются и по другим признакам.

Таким образом, чирус приходит в Черное море с неоконченным морфогенозом, т. е. с признаками, скорее напоминающими малька, чем взрослую рыбу. Осенью чирус имеет все признаки взрослой скумбрии.

Кроме чируса и скумбрии, в Черном море известна и более крупная рыба — скумбрия-«качалка». Представляет интерес установление возраста чируса, скумбрии и «качалки».

В литературе уже имеются сведения о возрасте черноморской скумбрии (H. Lissner, 1937; Сыроватский, 1934; Сыроватская, 1938). По Лисснеру (определявшему возраст по отолитам), скумбрия, вылавливаемая в Босфоре, имеет возраст от 3 до 7 лет. О рыбах до трехгодовалого возраста Лисснер не упоминает. В территориальных водах СССР Н. И. Сыроватская нашла четыре возрастные группы, начиная с сеголетков, которых она принимает за чируса. На основании анализа линейных размеров, А. В. Кротов различает две возрастные группы чируса и четыре-пять возрастных групп скумбрии.

Противоречивость в определении возраста черноморской скумбрии возникла, на наш взгляд, потому, что исследователи, не считаясь с местными условиями, пытались найти здесь такие же возрастные группы, какие приводятся для других водоемов. Так, Лисснер предполагает, что скумбрия к концу 1-го года жизни имеет в длину 8 см, к концу 2-го — 16 см, к концу 3-го — 20—22 см. В промысловых уловах Северного моря макрель длиной от 26 до 45 см имеет возраст в среднем от 5 до 10 лет. Согласно таким представлениям, черноморский чирус должен иметь возраст 2—3 года.

В таком возрасте морфогенез, несомненно, должен бы быть законченным, чего на самом деле нет. Морфогенез чируса совершается еще во время пребывания его в Черном море. Мальковыми оказываются не только внешние признаки чируса; как установлено Д. К. Третьяковым (1930), прозрачное веко чируса состоит из базофильной студенистой ткани, в то время как у скумбрии оно сложено из волокнистой ткани.

Если считать, что чирусы — это двух-трехгодовалые рыбы, то естест-

---

[4] Как предполагает И. И. Пузанов (устное сообщение), необычные условия существования вида почти всегда приводят к ускорению созревания половых желез, к скороспелости.

венно поставить вопрос — где же обитают сеголетки черноморской скумбрии?

В Босфоре, по данным Лисснера, подрастающей молоди нет.

Чирус как младшая возрастная группа скумбрии известен только в водах СССР, Румынии и Болгарии. По данным Деведжиана (K. Devedjian, 1926), в турецких водах известны сеголетки скумбрии, которые, выклюнувшись из икры в марте — апреле в Мраморном море, через 1—1,5 месяца достигают величины анчоуса и следуют за запоздавшими взрослыми рыбами в Черное море. В конце июля — начале августа чирус появляется у наших берегов. Длина его колеблется в пределах 12—15 см

Мы определяли возраст скумбрии и чируса по отолитам, просветленным в глицерине. Часть отолитов, слегка подшлифованных с выпуклой стороны, заключали в канадский бальзам. На просветленных отолитах хорошо видны концентрические наслоения с радиальной исчерченностью и лишенные их годичные кольца. Последние видны лишь на расширенной части отолита; узкая часть его несет два отростка, на которых годичные кольца незаметны. У чируса мы не обнаружили ни одного годового кольца. Все отолиты чируса в отраженном свете имеют матово-молочный цвет без темных полос. В проходящем свете видны концентрические наслоения, идущие от центра и до краев. Ширина наслоений варьирует в узких пределах и без определенной закономерности.

На некоторых отшлифованных отолитах чируса сентябрьских и октябрьских сборов можно установить две зоны роста: внутреннюю — более темную, соответствующую периоду пребывания чируса в Мраморном море (мальковую), и наружную — более светлую, образующуюся в период его нагула в Черном море. Следовательно, чирус — сеголеток.

У скумбрии внутренняя часть отолита, которая отделена от наружной годичным кольцом, по величине и по количеству концентрических наслоений соответствует отолиту чируса. Концентрические наслоения имеют перпендикулярную штриховку. Узкое годичное кольцо скумбрии гомогенно, благодаря чему в проходящем свете резко выделяется своей прозрачностью; в отраженном свете оно вырисовывается в виде темного полукруга на матовом фоне отолита. Прирост отолита за второй вегетационный период по сравнению с первым (отолитом чируса) незначителен.

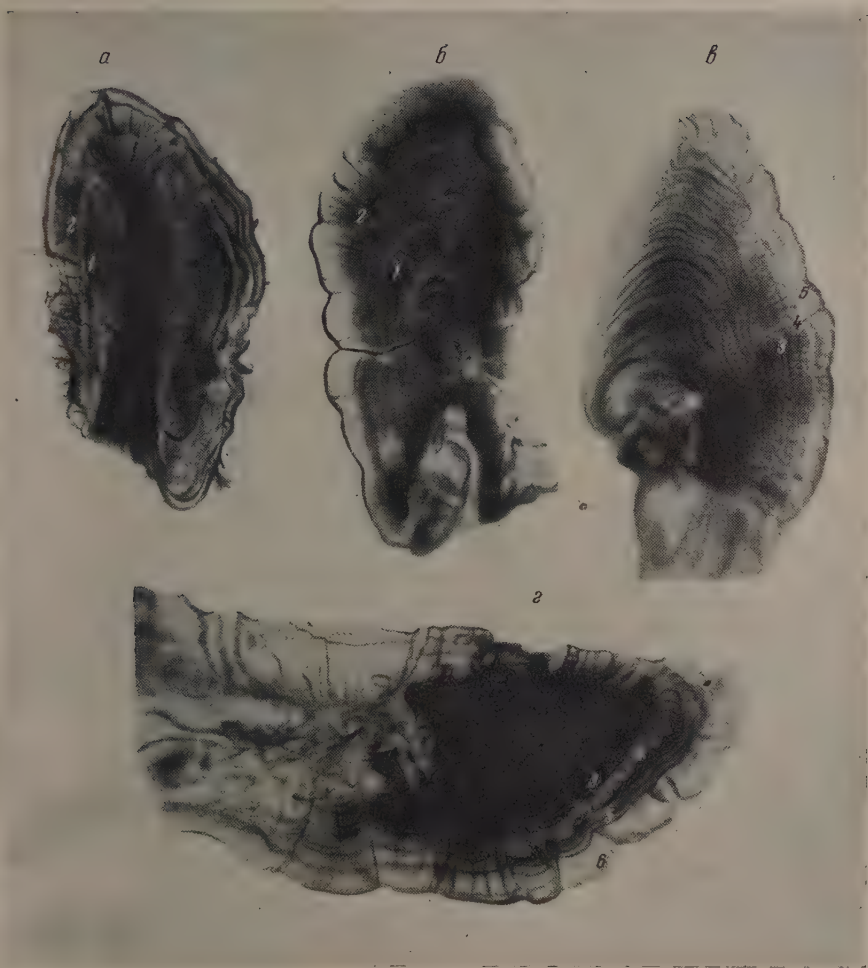
Скумбрия-«качалка» имеет два и редко три годовых кольца, сходных в деталях с годовым кольцом скумбрии-двухлетки. Они относительно легко обнаруживаются на отолитах как в проходящем (резко очерченные контуры зон роста), так и в отраженном свете (темные кольца между матовыми зонами роста) (см. рисунок).

Как уже упоминалось, чирус появляется у наших берегов, имея в длину 12—15 см. Самый малый экземпляр чируса, который видел Н. Е. Максимов (1912), имел 11,5 см; он был пойман в начале июля 1909 г.

Согласно данным А. В. Кротова, 17 июля 1934 г. к нашим берегам подошел чирус длиной в 14,4 см; 30 июля длина его была 15,9 см; следовательно, за 13 дней он увеличился в размере на 1,5 см. 23 сентября того же года длина чируса была 17,9 см. Таким образом, чирус за 2 месяца в 1934 г. вырос на 3,5 см.

В 1953 г. чирусы в первых косяках в конце июля имели в длину 16,5 см (абсолютно); в августе ловился чирус длиной в 18,9 см, а в первой декаде октября — 20,5 см. Таким образом, за летний период 1953 г. чирус увеличился в размере на 4 см.

Сравнивая минимальные размеры чируса, появляющегося в разные годы у наших берегов, с максимальными его величинами (например, 11,5 см и 20,5 см), мы констатируем быстрый темп роста этой возрастной группы (9 см за 3 месяца). О быстром росте чируса можно судить также по изменениям его внешней морфологии. Приходящий к нам чирус вальковат, тупорыл, длинноголов, тогда как уходящий — острорыл и имеет



Микрофотографии отолитов: *а* — чируса 16,5 см длиной (26 июля 1953 г.), *б* — чируса 20,5 см (18 октября 1953 г.), *в* — скумбрии 23 см (сентябрь 1953 г.), *г* — скумбрии-«качалки» 27 см (24 октября 1953 г.) при одном и том же увеличении

1 — зародышевый отолит, *2—3* — зона роста первого вегетационного периода, *4* — первое годовое кольцо, *5* — зона роста 2-го года, *6* — зона роста 3-го года

все признаки типичной скумбрии. Темп роста чируса, повидимому, с весны к осени замедляется, и это связано с подготовкой его к нересту, с созреванием.

В течение августа и сентября можно не заметить такого быстрого роста не потому, что чирус медленно растет, а вследствие подхода новых, более молодых (более позднего нереста) косяков чируса, имеющих такой же размер, как и ранее подошедшие. Смешение первых и вторых косяков понижает среднюю величину чируса.

В противоположность чируса, скумбрия растет более медленно. По данным Н. И. Сыроватской, годовики скумбрии с июля по сентябрь вырастают всего лишь на 1,03 см, а двухгодовики — на 0,68 см. Такой рост констатировали и мы в 1953 г. Скумбрия-«качалка» в возрасте 2+ и 3+ осенью (октябрь) имеет в длину 26—27 см (абсолютно) и вес около 170—200 г.

Рост черноморской скумбрии по годам может быть выражен следующими величинами: годовики — 21 см, двухгодовики — 25 см, трехгодовики — 27 см. Упитанность рыб изменяется от весны к осени. У чируса весной коэффициент упитанности равен 0,93, в октябре — 1,15; у скумбрии весной — 1,15, осенью — 1,17. Коэффициент упитанности у чируса в октябре не отличается от такового у скумбрии, что говорит о подготовке рыбы к предстоящему нересту.

Чирус подходит к нашим берегам с зачаточными половыми продуктами (как у малька). В октябре у рыбы длиной в 18—20 см половые железы достигают II стадии зрелости (у самок), причем икринки в яйцеводах хорошо различимы даже невооруженным глазом. Коэффициент зрелости у самок чируса лишь немногим меньше, чем у скумбрии: у чируса он равен 0,5—0,6, у скумбрии — 0,7—0,8. Гистологические картины их яйцеводов тоже сходны.

Сопоставляя средние размеры чируса, уходящего осенью от наших берегов, со средним размером рыб, вылавливаемых зимой в Босфоре (20,95 см) видим, что зимний лов (декабрь — март) в Босфоре базируется в основном на ушедшем от нас чирусе. По данным Лисснера, босфорская скумбрия в январе имеет II стадию зрелости (такую стадию имеет уходящий от нас чирус), а в марте — IV стадию, в марте же встречаются текучие рыбы. Таким образом, скумбрия (и чирус) с января по март включительно созревают, имея в основной массе в длину 20—22 см. Следовательно, скумбрия созревает в годовалом возрасте.

Скумбрия, отметавшая икру в Мраморном море в апреле — мае, продвигаясь в Черное море, служит объектом весеннего лова (с 14 апреля по 13 июня) в Босфоре. У наших берегов она появляется в мае с остаточными половыми продуктами, которые, несомненно, вытекают из яйцеводов и в пределах Черного моря (в мае 1953 г. автор добыл скумбрию, у которой вытекала остаточная икра).

По внешним морфологическим признакам черноморская скумбрия не обособилась от атлантической в локальную расу. Наличие поразительного морфологического сходства в пределах данного вида не дает основания отрицать существование локальных рас, так как японская скумбрия, представляющая собой отдельный вид, по внешней морфологии является как бы увеличенной формой атлантической скумбрии.

В Черное море заходят три, реже четыре возрастные группы скумбрии; наиболее многочисленны первая (чирус) и вторая (скумбрия) возрастные группы. Наши исследования возрастного состава черноморской скумбрии подтверждают выводы И. Я. Сыроватского и Н. И. Сыроватской.

Черноморская скумбрия характеризуется ранним сроком нереста (март — апрель), ранним созреванием половых желез (в годовалом возрасте), быстрым темпом роста на 1-м году жизни. Этими особенностями она резко отличается от североморской скумбрии, нерестующей позже,

созревающей на 3—4-м году и имеющей несколько замедленный темп роста. Скумбрия западного Средиземноморья созревает также в годовалом возрасте, имея в длину 20—24 см, но нерестует в январе — феврале; в апреле — мае ее сеголетки 9—15 см длиной вступают в промысел, который базируется на особях от 1 до 3 лет (B. Andrev a. J. Rodriguver-Roda, 1953).

Исходя из перечисленных выше биологических особенностей, черноморскую скумбрию следует выделить в особую черноморскую расу — Scomber scombrus ponticus n.

Литература

Кротов А. В., 1940. К познанию биологии черноморской скумбрии, Тр. УкрНИРО, т. VIII, Одесса.

Максимов Н. Е., 1913. Четыре предварительных отчета по исследованию рыболовства в северо-западной части Черного моря, Мат. к познанию русск. рыболовства, т. III, вып. 8, СПб.

Сыроватская Н. И., 1938. Возраст и рост черноморской скумбрии (Scomber scombrus L.), Тр. Ростовск. обл. биол. об-ва, вып. 2, Ростов-на-Дону.

Сыроватский И. Я., 1934. Новые данные по биологии черноморских рыб, ДАН СССР, т. II, № 3.

Третьяков Д. К., 1930. Das Auge und die Nasenhöhle der Makrele, Zschr. f. wissenschaft. Zool., Bd. 137, 3/4.

Andrev B. a. Rodriguver-Roda J., 1953. A contribution to the biology of the mackerel in the Eastern coast of Spain, Western Mediterranean Publ. Inst. Biol. Alpicada, 12 (цит. по Biol. abstracts, vol. 27, No. 8, August, 1953).

Devedjian K., 1926. Peche et pecheries en Turquie, Constantinopol.

Ehrenbaum E., 1914. The mackerel and the mackerel fishery, Rapp. et Procès-Verb., vol. XVIII, Copenhagen.

Lissner H., 1937. Zur Biologie der Mackrele des Bosphorus, Internat. Revue d. gesamt. Hydrobiol. u. Hydrogr., Bd. 36, 1—2.

Valiani S., 1936. Contributo allo studio biometrico della forme Scomber scomber Linne veventi nel mare del Nord e nel Madiaterraneo, Bollatino di fesca, di piscicoltura e di Jurob. Ann. XII, Faic. 6.

ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

ТОМ XXXIV 1955 ВЫП. 4

О СВОЕОБРАЗНЫХ БОКОВЫХ ОРГАНАХ НА ХВОСТЕ ХАМСЫ

В. А. ВОДЯНИЦКИЙ и З. М. ПЧЕЛИНА

Севастопольская биологическая станция АН СССР им. А. О. Ковалевского

При общем осмотре мальков и взрослых экземпляров хамсы почти невозможно заметить некоторые специфические образования, расположенные по обе стороны хвостового плавника. Эти образования сложены из нежных эпидермальных листочков и скрыты густой пигментацией. Для их обнаружения нужно воспользоваться препаровальными иглами.

У личинки длиной в 1,3 см можно без труда обнаружить (при рассматривании в бинокуляр) тонкую треугольную складку, расположенную на хвостовом стебле, у самого основания плавника. Складка прикреплена передними краями и открыта сзади, вследствие чего получается подобие нашивного кармана (рис. 1). На этой стадии пигментация личинки развита еще слабо, но все же складку, вследствие ее прозрачности и тесного прилегания к телу личинки, можно обнаружить только при помощи иглы.

Рис. 1. Хвост личинки хамсы 1,3 см длиной

У рыбки длиной в 3 см пигментация развита уже очень сильно и совершенно маскирует имеющееся здесь более сложное образование

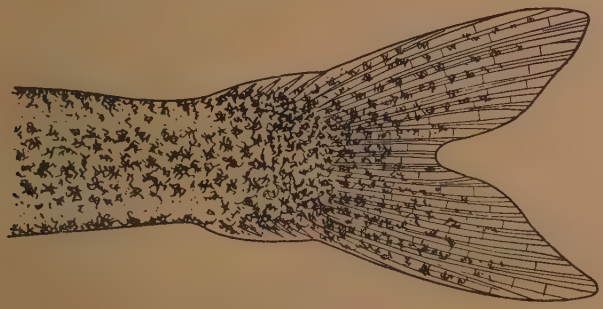


Рис. 2. Хвост хамсы 3 см длиной

(рис. 2). При помощи иглы нетрудно выявить следующее. Карман увеличился и принял более округлые очертания, со значительной внутренней полостью. В тех местах хвоста, где у некоторых видов бывают расположены alae, имеются нежные листочки, по четыре в верхней и нижней половинах хвостового плавника. Эти листочки расположены продольно, налегая друг на друга. Они прикреплены наружными краями к лучам

хвостового плавника и имеют свободные внутренние края. Передние их края закруглены и обращены к полости кармана (рис. 3). На формалиновых экземплярах листочки плотно прилегают друг к другу и к хвосту, но сохраняют гибкость и могут быть легко разделены иглой. У живой рыбки они, вероятно, очень подвижны и при движении хвоста влево и вправо то прижимаются к хвосту, то расходятся.

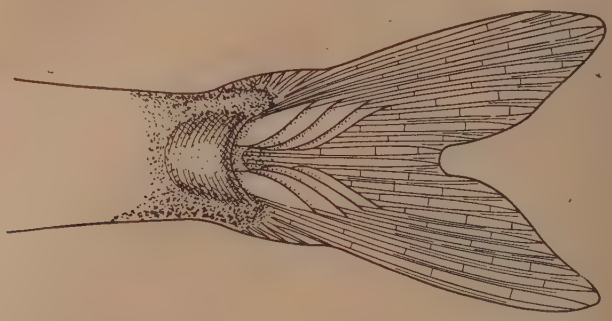


Рис. 3. Хвост хамсы 3 см длиной, без пигментации

У взрослой хамсы листочки можно обнаружить при внимательном осмотре и без помощи иглы. Их можно принять за нежные alae. Но чешуек здесь нет, а есть только складки, уже довольно грубые. Карман к этому времени исчезает. В каждой половине хвостового плавника

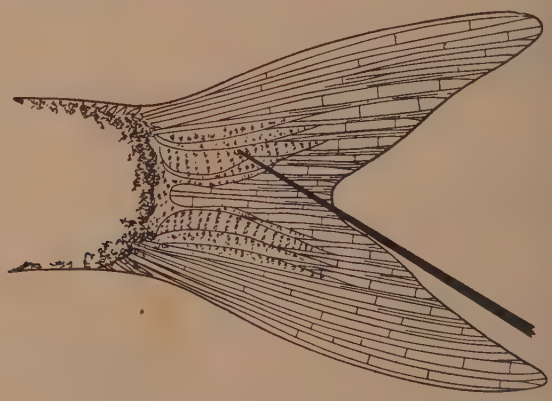


Рис. 4. Хвост хамсы 9 см длиной, пигментация дана только на складках

имеется по пяти листочков, из них средний в каждой группе значительно шире остальных (рис. 4).

При обследовании личинок шпрота листочки не были обнаружены, но карманы имеются.

Нельзя сомневаться, что это неизвестное образование представляет какой-то специфический орган. Вряд ли он имеет какое-либо механическое значение в процессе плавания — для этого он слишком нежен. Можно предположить, что это орган стайного чувства. Вероятно, подобное образование удастся обнаружить и у других рыб. Во всяком случае этот орган подлежит дальнейшему всестороннему изучению со стороны гистологии, морфологии и физиологии. Предварительно ему может быть дано наименование паракаудального органа. Необходимо выяснить отношение пластинок этого образования к генезису alae у других рыб.

ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

ТОМ XXXIV — 1955 — ВЫП. 4

О ПРИСПОСОБИТЕЛЬНОМ ЗНАЧЕНИИ ВОЗРАСТНЫХ ИЗМЕНЕНИЙ ПРОПОРЦИЙ КОНЕЧНОСТЕЙ У ЧИСТИКОВЫХ ПТИЦ

Н. Н. КАРТАШЕВ

Кафедра зоологии позвоночных биолого-почвенного факультета МГУ им. М. В. Ломоносова

Отдельные сообщения об изменении пропорций конечностей птиц в онтогенезе давно встречаются в орнитологической литературе.

Так, Шауб (S. Schaub, 1908) указывал на изменение пропорций тела цапель в онтогенезе, считая это проявлением процесса роста, но полагая, что оно, возможно, может иметь и приспособительный характер. Бекер (H. Böker, 1927), устанавливая свою формальную классификацию типов полета на основании соотношения скелетных элементов крыла, бегло описывает изменение пропорций в онтогенезе у некоторых видов и утверждает, что эти изменения являются повторением в онтогенезе филогенеза вида, причем в эмбриогенезе или постэмбриогенезе обязательно повторяется «археоптериксная» стадия пропорции крыла. Возможность приспособительного значения изменения пропорций конечностей им совершенно игнорируется. Повидимому, следуя этому положению, ряд последующих авторов видят в изменении пропорций конечностей лишь следы филогении — рекапитуляции (W. Banzhaf, 1929; E. L. Sumner, 1933; Юдин, 1950, и др.). Марплс (B. J. Marples, 1930) указывал, что родственные виды имеют сходные возрастные изменения пропорций крыла и что пропорции крыла лишь изредка связаны с способом его употребления. Наконец, многие авторы, изучая рост птиц, видят в изменении пропорций в онтогенезе лишь выражение общих законов роста и дифференцировки (Шмальгаузен 1927, 1928; Штрайх и Светозаров, 1938, и др.).

Придерживаясь этого же взгляда, Н. В. Бельский (1946), однако, указывает, что в некоторых случаях специфические особенности роста конечностей могут иметь приспособительное значение (запаздывание развития ног у голубей уменьшает, повидимому, смертность птенцов при гнездовании на скалах). Он же установил, что у голубей скелет кисти наиболее интенсивно растет перед появлением маховых перьев. Л. П. Поманин (1948) также рассматривает изменение пропорций как проявление общих законов роста, но указывает, что ранний интенсивный (выводковые птицы) или, наоборот, замедленный (голуби) рост конечностей связан со временем начала их активного функционирования. Он полагает, что наиболее адаптивно изменчивые элементы конечностей имеют более длинный период роста (лапа у дятловых птиц растет вдвое дольше, чем бедро) и что это облегчает эволюционные преобразования в индивидуальной жизни организма.

Таково общее состояние данного вопроса по имеющимся литературным сведениям.

Я начал изучение постэмбрионального развития чистиковых птиц под руководством безвременно погибшего при обороне Родины Юрия Михайловича Кафтановского. При выполнении работы я исходил из того, что приспособительное значение морфологических структур может быть понято лишь при изучении условий и образа жизни рассматриваемых видов. Объектами работы мне послужили пять атлантических видов чистиковых птиц. Сбор материала и полевые наблюдения проводились в государственном заповеднике «Семь Островов» (Баренцово море) в 1940 и 1947 гг. и на Белом море в 1941 г.

Чистиковые птицы сейчас объединены в небольшой, четко ограниченный отряд Alciformes (всего 13 родов с 20 ныне живущими видами), распространенный преимущественно в северных широтах северного полушария. Это типичные морские водоплавающие птицы, проводящие всю

жизнь на воде и связанные с сушей лишь в период размножения. Все виды прекрасно плавают, легко и свободно ныряют. Основным локомоторным органом при движении под водой им служат крылья; лапы выполняют роль руля. Гнездятся по морским побережьям, обычно колониально — от гнездовых групп в несколько пар (чистик, тупик, гагарка) до десятков тысяч птиц (кайры). Объекты питания у изученных видов сходны — это мелкие пелагические рыбы, ракообразные, моллюски. Наиболее существенным различием в биологии рассматриваемых видов являются условия гнездования. Видимо, именно этим определяются раз

Рис. 1. Тонкоклювые кайры на гнездовом карнизе

личия в количестве и форме откладываемых яиц, характере опушенности птенцов и особенностях их роста.

Гнезда́ в общепринятом смысле слова у изученных видов нет. Яйцо откладывается прямо на голый камень или на покрывающий его тонкий слой торфа. Чистик откладывает два яйца, помещая их под камнями в узких, глубиной до 2 м, трещинах и расщелинах; яйца обычно находятся в 30—50 см и более от входа. Толстоклювая и тонкоклювая кайры откладывают свое единственное яйцо на открытых уступах скал — карнизах (рис. 1 и 2); гагарка — изредка на небольших открытых уступах скал, чаще же в нишах, трещинах скал и расщелинах; в последних случаях яйцо, как правило, помещается недалеко от входа. Тупик в слое торфа, покрывающем скалы, роет норы глубиной до 1,5—2 м и более; в конце норы на скудную подстилку из пяти-десяти травинок откладывается единственное яйцо.

Птенцы при вылуплении покрыты густым пухом. У открыто гнездящихся кайр (рис. 3) пух более жесткий (не развевается ветром), у укрыто гнездящихся чистика (рис. 4) и тупика пух более длинный и мягкий; гагарка занимает промежуточное положение, приближаясь больше по типу пуха к кайрам. По данным Ю. М. Кафтановского (1941, 1951), подтвержденным моими наблюдениями на более обширном материале, птенцы кайр покидают места гнездовий (бросаются со скал в море, планируя на раскрытых крылышках и расставленных лапках), уплывая со взрослыми в открытое море, на 20—24-й день после вылупления, достигнув в это время в среднем 26—29% веса взрослых птиц; гагарка уходит

Рис. 2. Тонкоклювые кайры и их 20-дневный птенец на гнездовом карнизе

в море в 18—22-дневном возрасте, достигнув 32—34% веса взрослой птицы (рис. 5).

Относительно замедленный темп прироста веса у этих открыто гнездящихся видов чистиковых птиц обеспечивает возможность быстрой смены эмбрионального пуха: ко времени ухода в море птенцы полностью надевают своеобразный промежуточный перьевой наряд — мезоптиль; маховые и рулевые в этом наряде отсутствуют, и плоскость крыла образована лишь верхними и нижними кроющими (рис. 6). Линька в окончательный первый годовой наряд с маховыми и рулевыми перьями проходит уже в море, начинаясь через 4—5 недель после ухода с мест размножения (R. Johnson, 1938); к этому времени птенцы достигают веса взрослых птиц.

У укрыто гнездящихся видов (чистик, тупик) увеличение веса тела идет значительно быстрее. По моим данным, они достигают трети веса взрослых птиц уже на 8—12-й день, а на 20—22-й день их вес составляет уже примерно две трети веса взрослых птиц. Дальше темп прироста веса

несколько замедляется, видимо, в связи с быстрым разворачиванием оперения. К моменту ухода в море птенцы полностью надевают первый окончательный головной наряд с немногими только неоперившимися маховыми и рулевыми перьями и почти достигают веса взрослых птиц (рис. 7). Птенцы

Рис. 3. Двухнедельный птенец тонкоклювой кайры

Рис. 4. Однодневные птенцы чистика

чистики покидают гнездо на 35—37-й день, добираясь до моря бегом или планирующим волочением полетом с активными взмахами крыльев. Тупик оставляет нору в возрасте 38—46 дней и улетает в море еще не вполне уверенным, но свободным активным полетом.

Для изучения изменения пропорций в онтогенезе было собрано серии сеголетов [illegible] разных возрастов — от вылупления из яйца до спуска на воду. На очищенных [illegible] производились измерения отдельных элементов конечностей. В крыле измерялась длина плеча, предплечья (ulna) и кисти; в ноге — длина бедра, голени, пясны и среднего пальца с когтем. Измерения производились между крайними точками суставных поверх-

Рис. 5. Птенец гагарки перед сходом на воду (18-дневный)

Рис. 6. Птенец гагарки перед сходом на воду (крыло обрастающее кроющими перьями, маховые отсутствуют)

стей отклонялись с точностью до 0,5 мм. Эти данные контролировались, начиная по росту конечностей и изменению веса, вылупившихся птенцов лесостепных [illegible] на контрольных птицах, живущих в естественных условиях. Примеры [illegible] приятных птенцов суммировались путем определения среднего арифметического каждого измерения. Длина каждого элемента конечности выражалась в процентах от длины

тела (расстояние от последнего шейного до первого подвижного хвостового позвонка). Таким образом были получены относительные размеры отдельных скелетных элементов конечностей для каждого возраста. Для удобства сравнения разных стадий одного вида и различных видов строились диаграммы (рис. 8 и 9). Наиболее трудным оказался подбор соответствующих стадий для сравнения. Исходя из особенностей биологии и характера постэмбрионального развития были выбраны для сравнения следующие стадии[1].

I. Однодневные птенцы. Только что обсохшие после вылупления, с неустановившейся терморегуляцией, малоподвижные. Обычно лежат, опираясь грудью и брюшком на субстрат, передвигаются медленно и неохотно; при ходьбе изредка опираются на крылышки. Почти непрерывно обогреваются родителями.

Рис. 7. Птенец чистика перед сходом на воду (35-дневный)

II. 10-дневные птенцы. Терморегуляция уже установилась, птенцы подвижны, передвигаются, не опираясь на крылья. Родители греют птенцов лишь в непогоду. Птенцы кайр и гагарки энергично линяют в мезоптиль, у птенцов чистика и тупика линька только начинается.

III. 20-дневные птенцы. По позам и особенностям походки уже более или менее сходны со взрослыми птицами. Птенцы кайр и гагарки полностью перелиняли в промежуточный наряд (мезоптиль) и покидают гнездовые карнизы; дальнейшие рост и развитие проходят в мезоптиле. Птенцы чистика и тупика проходят стадию энергичной линьки в первый дефинитивный наряд; дальнейшее развитие идет в гнезде.

IV. 36—40-дневные птенцы. Материала по кайрам и гагаркам нет. Птенцы чистика и тупика завершают линьку в первый дефинитивный наряд и покидают гнездо. По позам и особенностям походки неотличимы от взрослых птиц.

Эти стадии позволяют сравнивать одновозрастных птенцов, птенцов, находящихся в сходном состоянии линьки (II стадия кайр — III стадия у чистика и тупика), имеющих сходный относительный вес (II стадия у чистика и тупика, III — у кайр и гагарки) и т. п. При необходимости использовался материал по промежуточным возрастам.

Необходимые для сравнения пропорции взрослых птиц впервые были описаны Ю. М. [illegible]новским (1951). Я проверил его данные на большем материале и [illegible] к сходным выводам, отличающимся лишь в деталях. У всех пяти изученных видов предплечье — самый короткий элемент крыла (табл. 1); по этому признаку крыло чистиковых сходно с крылом пингвинов и некоторых нырковых уток (длинноносый крохаль)

[1] Из-за ограниченного материала я не смог достаточно точно установить этапы онтогенеза (в понимании В. В. Васнецова, 1946) и поэтому вынужден пользоваться возрастными стадиями в обычном понимании зоологов.

тупика, гагарки и чистика кисть несколько длиннее плеча, а у кайр плечо слегка превышает длину кисти. По уменьшению относительной длины крыла создается ясный анатомический ряд: тупик — гагарка — толстоклювая кайра — тонкоклювая кайра. У чистика предплечье относительно длиннее, а по общей длине крыла он занимает место между гагаркой и кайрами. По относительным размерам и пропорциям задней конеч-

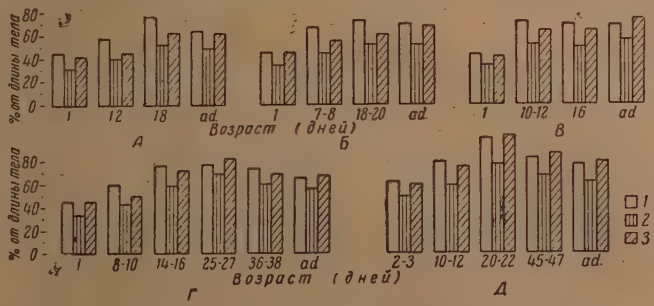


Рис. 8. Изменение относительных размеров элементов крыла в онтогенезе у чистиковых птиц (в процентах от длины тела)

А — кайра тонкоклювая, *Б* — кайра толстоклювая, *В* — гагарка, *Г* — чистик, *Д* — тупик; *1*—плечо, *2*—предплечье, *3*—кисть

ости изученные виды довольно сходны (табл. 2). Наиболее резко выделяется по своей длинноногости тупик. У остальных видов проксимальные элементы (бедро, голень) конечностей сходны по относительным размерам, а дистальные (цевка, пальцы) различаются несколько больше.

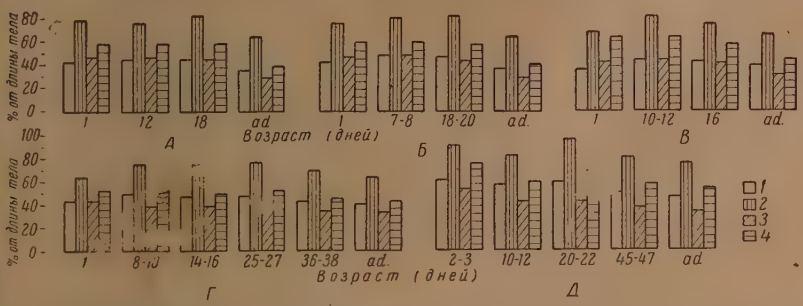


Рис. 9. Изменение относительных размеров элементов задней конечности в онтогенезе у чистиковых птиц (в процентах от длины тела)

А — кайра тонкоклювая, *Б* — кайра толстоклювая, *В* — гагарка, *Г* — чистик, *Д* — тупик; *1*—бедро, *2*—голень, *3*—цевка, *4*—средний палец

аиболее коротконогими оказываются кайры. Пропорции конечностей взрослых птиц имеют отчетливый приспособительный характер, являясь одной из многих адаптаций к передвижению под водой при помощи крыльев и к гнездованию на скалистых обрывах (Кафтановский, 1951; Гарташев, 1950).

Крыло однодневных птенцов по относительной длине заметно короче крыла взрослых птиц; пропорции же отдельных [illegible] крыла у птенцов и взрослых более или менее сходны (рис. 8). Общая относительная длина крыла (сумма длины плеча, предплечья и кисти, выраженная в процентах от длины тела) сходна у кайр, гагарки и чистика (различия между видами не превышают 6% — табл. 1). Особняком стоит тупик, общая длина крыла которого более чем на 50% больше, чем у других видов

Таблица 1

Относительные размеры элементов крыла (в % от длины тела)

Вид	Возраст в днях	Длина элементов крыла			Общая длина крыла
		плечо	предплечье	кисть	
Тонкоклювая кайра	1	46,0	31,2	42,0	119,2
„ „	12	58,8	39,8	45,6	144,2
„ „	48	77,0	52,9	63,6	193,5
„ „	ad.	64,8	48,5	63,6	176,9
Толстоклювая кайра	1	46,0	34,0	45,0	125,0
„ „	7—8	67,1	44,8	55,1	167,0
„ „	18—20	73,0	53,1	62,2	188,3
„ „	ad.	68,8	52,3	67,6	188,7
Гагарка	1	44,0	34,0	42,0	120,0
„	10—12	72,0	51,5	64,6	188,1
„	16	70,5	50,0	64,0	184,5
„	ad.	69,1	56,0	72,0	197,1
Чистик	1	42,8	33,3	42,8	118,9
„	8—10	60,0	43,4	50,0	153,4
„	14—16	76,5	59,6	72,2	208,3
„	25—27	78,0	68,9	83,2	230,1
„	36—38	74,0	59,4	69,5	202,9
„	ad.	65,9	56,4	68,1	190,4
Тупик	2—3	62,2	48,6	59,5	170,3
„	10—12	80,2	58,5	75,3	214,0
„	20—22	100,0	77,0	101,7	278,7
„	45—47	83,0	67,5	86,8	237,3
„	ad.	77,2	61,3	79,5	218,0

(табл. 1 и рис. 8). Анатомический ряд, составленный по уменьшающейся общей относительной длине крыла однодневных птенцов (тупик — толстоклювая кайра — тонкоклювая кайра — гагарка — чистик), отличен от подобного ряда взрослых птиц. Общая относительная длина крыла однодневных птенцов меньше таковой взрослых птиц у тонкоклювой кайры на 57,7%, у толстоклювой кайры на 63,7%, у гагарки на 77,1%, у чистика на 71,5%, у тупика на 47,7% (табл. 1).

У всех изученных видов дальнейший рост отдельных элементов крыла идет неравномерно: быстрее всего увеличивается относительная (равно как и абсолютная) длина плеча, медленнее растет предплечье и наиболее медленно — кисть.

На II стадии разница между относительной общей длиной крыла взрослой птицы и птенца уменьшается и составляет у тонкоклювой кайры 32,7%, у толстоклювой — 21,7%, у гагарки — 9%, у тупика 4% и у чистика 37% (табл. 1). Из-за более быстрого роста плеча пропорции крыла на этой стадии заметно отличны от пропорции крыла взрослых птиц и однодневных птенцов, причем у гагарки и тупика плечо по относительной длине уже несколько превышает длину плеча взрослых птиц (рис. 8 и табл. 1).

На III стадии относительная длина всех отделов крыла птенцов еще более увеличивается. Видовые отличия в изменении пропорций крыла на этой стадии выступают более отчетливо, если мы разделим изученные виды на две группы.

А. Открыто гнездящиеся (кайры, гагарки). Соотношение отделов в крыле птенцов отлично от такового взрослых птиц за счет относительно более длинного плеча и более короткой кисти, что ясно видно на диаграмме (рис. 8, табл. 1). Крыло птенца по общей относительной

Таблица 2

Относительные размеры элементов задней конечности (в % от длины тела)

Вид	Возраст в днях	Длина элементов задней конечности				Общая длина задней конечности
		бедро	голень	цевка	средний палец	
Тонкоклювая кайра	1	43,6	78,5	46,4	59,5	228,0
„ „	12	45,6	76,5	47,1	58,8	228,0
„ „	18	45,8	83,5	44,5	58,0	231,8
„ „	ad.	36,5	64,9	28,3	38,9	168,6
Толстоклювая кайра	1	43,0	76,0	47,0	60,0	226,0
„ „	7—8	48,2	81,0	48,2	60,2	237,6
„ „	18—20	47,1	83,5	44,0	57,6	232,2
„ „	ad.	36,5	64,2	28,3	40,1	169,1
Гагарка	1	36,0	68,0	42,0	62,0	208,0
„	10—12	44,1	81,0	44,1	61,7	230,9
„	16	43,5	75,5	41,0	57,7	217,7
„	ad.	38,5	66,0	31,0	45,5	181,0
Чистик	1	42,8	64,1	42,8	52,3	202,0
„	8—10	50,0	75,0	38,4	51,6	215,0
„	14—16	47,2	75,0	38,9	50,0	211,1
„	25—27	48,1	76,7	41,6	52,0	218,4
„	36—38	41,5	69,5	34,8	46,1	191,9
„	ad.	40,4	64,9	34,0	43,6	182,9
Тупик	2—3	62,2	92,0	54,1	75,8	284,1
„	10—12	58,1	83,5	43,5	60,1	245,2
„	20—22	60,6	96,6	42,2	68,8	268,2
„	45—47	50,5	80,7	37,4	57,8	226,4
„	ad.	46,3	74,6	33,4	53,6	207,9

длине или несколько превышает длину крыла взрослых (на 16,6% у тонкоклювой кайры), или несколько меньше последнего (на 0,4% у толстоклювой кайры, на 12,5% у гагарки). Общая относительная длина крыла птенцов увеличилась по сравнению с I стадией не более чем на 75% — на 74,3% у тонкоклювой кайры, на 63,3% у толстоклювой кайры, на 68% у гагарки; интересно, что по сравнению со II стадией относительная общая длина крыла у гагарки несколько уменьшилась (рис. 8 и табл. 1). На этой стадии птенцы данной группы уже полностью сменили свой пуховой наряд на мезоптиль (кроющие функционально заменяют отсутствующие маховые) и, покидая «базары», уходят в море; все дальнейшее развитие проходит на воде. Примерно через 1—1,5 месяца птицы начинают линьку в первый зимний наряд, и в это время у них начинают расти маховые перья.

Б. Укрыто гнездящиеся (чистик, тупик). Соотношение элементов в крыле птенцов более сходно с таковым у взрослых птиц, отставание в росте предплечья и кисти уже мало заметно (рис. 8). Крыло птенца заметно превышает по общей относительной длине крыло взрослых птиц (у тупика на 60,7%, у чистика на 28%). Общая относительная длина крыла птенцов увеличилась по сравнению с I стадией примерно на 100% (у чистика на 99,6%, у тупика на 108,4%). На этой стадии у птенцов данной группы только начинается энергичная смена пухового наряда на первый зимний наряд, раскрывающиеся маховые и кроющие перья образуют крыло. Птенцы продолжают свое развитие в гнезде.

Интересно отметить, что в этой группе дальнейшее изменение пропор-

ций крыла идет различно. Максимальная относительная длина всех отделов крыла у тупика достигается уже на III стадии (21-й день постэмбрионального развития). Далее абсолютный прирост всех отделов крыла замедляется, а их относительная длина начинает уменьшаться. У чистика увеличение относительной длины отделов крыла (кисти, предплечья и — меньше — плеча) продолжается до 25—27-дневного возраста При этом соотношение отделов между собой становится почти идентичным соотношению отделов крыла у взрослых птиц (рис. 8). К этому времени относительная общая длина крыла птенца чистика, по сравнению с I стадией, увеличивается на 111,2%, т. е. примерно на ту же величину, что и у 20-дневного тупика (табл. 1). С 27-го дня абсолютный прирост крыла замедляется, а относительная длина его отделов начинает уменьшаться.

IV стадии чистик достигает на 35—37-й день, а тупик — на 39—45-й день постэмбрионального развития. К этому времени полностью заканчивается линька в первый годовой наряд; вес птенцов или слегка превышает вес взрослых птиц (чистик), или, во всяком случае, больше $^2/_3$ веса взрослых (тупик). Относительная длина крыла в момент оставления птенцом земли и схода на воду все еще превышает длину крыла взрослых птиц (на 12,5% у чистика и на 19% у тупика). Это объясняется тем, что туловище не достигло еще размеров его у взрослых птиц.

Различия в длине задних конечностей у однодневных птенцов изученных видов на много больше, чем у взрослых особей (рис. 9 и табл. 2). Так, разница в общей длине ноги у взрослых птиц разных видов не превышает 39,3%, тогда как у птенцов она доходит до 82% (выражено в процентах к длине тела). Относительная общая длина ноги птенцов превышает общую длину ноги взрослых птиц на 76,2% у тупика, на 59,4% у тонкоклювой кайры, на 56,9% у толстоклювой кайры, на 27% у гагарки и на 19,1% у чистика. По уменьшению относительной общей длины ноги взрослые птицы образуют следующий анатомический ряд: тупик (длина ноги равна 207,9% длины тела) — чистик (182,9%) — гагарка (181%) — толстоклювая кайра (169,1%) — тонкоклювая кайра (168,6%). Расположение птенцов в аналогичном ряду иное: тупик (284,1%) — тонкоклювая кайра (228%) — толстоклювая кайра (226%) — гагарка (208%) — чистик (202%). Наиболее «длинноногий», тупик имеет и более длинноногого птенца, но «коротконогие» кайры имеют относительно более длинноногих птенцов (табл. 2 и рис. 9).

У птенцов обоих видов кайр все отделы задних конечностей превышают по относительным размерам соответствующие отделы взрослых, причем это различие тем больше, чем дистальнее отдел (например, у тонкоклювой кайры бедро птенца длиннее бедра взрослой птицы на 7%, голень —на 13%, цевка — на 18,1%, средний палец — на 20%). У гагарки бедро птенца слегка короче бедра взрослых (по относительной длине), длина голени лишь слегка превышает длину ее у взрослых, а разница в относительной длине цевки и среднего пальца ноги так же велика, как и у кайр (табл. 2 и рис. 2). Диаграмма ноги птенца чистика сходна с диаграммой ноги птенца гагарки, с той только разницей, что различия между отделами ноги птенца и взрослой птицы менее выражены. У птенца тупика все отделы ноги примерно на равную относительную величину превышают соответствующие отделы ноги взрослых птиц.

Рост отдельных элементов ноги идет неравномерно, что особенно отчетливо видно по изменению их относительных размеров (рис, 9 и табл. 2). На II стадии не происходит нивелировки различий между видами — пропорции у каждого вида меняются своеобразно. Меньше всего изменяются пропорции у кайр, причем у толстоклювой кайры увеличиваются бедро и голень (в среднем на 5%), а цевка и средний палец по относительной длине остаются прежними. У гагарки отчетливо увеличиваются бедро (на 8%) и голень (на 13%) при незначительном удли-

нении цевки (на 2%) и почти не меняющейся длине среднего пальца. Благодаря этому диаграмма ноги птенца гагарки на этой стадии очень сходна с диаграммами ног молодых кайр (рис. 9). У птенца чистика отчетливо увеличиваются бедро (на 7%) и голень (на 10%) при заметном укорочении цевки (на 4,4%) и незначительном уменьшении среднего пальца. Если у четырех предыдущих видов относительная общая длина ноги птенцов в большей или меньшей степени увеличивается и, таким образом, возрастает разница между общей длиной ноги птенца и взрослой птицы, то у тупика относительная длина отдельных элементов и общая длина всей конечности уменьшаются. Интересно, что уменьшение тем больше, чем дистальнее отдел (бедро уменьшилось на 4%, голень — на 8,5%, цевка — на 10,5%, средний палец — на 15,7%, при общем уменьшении длины ноги на 38,9%).

У птенцов кайры III стадия (рис. 9) характеризуется почти постоянной относительной длиной бедра, некоторым удлинением голени (у толстоклювой кайры на 2,5%, у тонкоклювой — на 6%) и некоторым уменьшением длины цевки и среднего пальца. У птенца гагарки также становятся короче цевка и средний палец, при уменьшении длины голени и относительно неизменной длине бедра. У чистика пропорции ноги практически не меняются, так что диаграмма ноги II стадии почти сливается с диаграммой ноги III стадии. У птенца тупика пропорции на III стадии меняются своеобразно: резко увеличивается относительная длина голени (на 13%) и среднего пальца (на 9%), тогда как относительная длина бедра и цевки не меняется. Как происходит дальнейшее изменение пропорций задней конечности у кайр и гагарки, я не знаю. Ко времени оставления гнезда нога молодого тупика и особенно чистика приближается по своим относительным размерам к ноге взрослых птиц, лишь незначительно превышая длину последней (на 1—6%), причем наиболее отлична по длине голень.

Имеют ли какой-нибудь биологический смысл описанные изменения пропорций в течение постэмбрионального периода? Различия условий существования птенцов разных видов чистиковых в основном определяются местоположением гнезда. Открытый ветрам и осадкам голый скалистый карниз (кайры), полузакрытая ниша (гагарки), глубокая расщелина или щель под грудой камней (чистик), нора в сухом торфе (тупик) резко различны по своим жизненным условиям. Ю. М. Кафтановский (1941, 1951) подчеркивал, что именно отличия в характере гнездования вызвали у разных видов различия в биологии размножения.

У птенцов кайр — видов, гнездящихся на открытых скалистых карнизах и уступах,— все отделы ноги значительно превышают по относительной длине соответствующие отделы ноги взрослых, причем особенно сильно увеличены дистальные отделы (пальцы, цевка). У гагарки, обычно гнездящейся более укрыто, пальцы и цевка птенца по своим относительным размерам близки пальцам и цевке птенцов кайр, но общая длина ноги меньше за счет бедра и голени, относительная длина которых сходна с таковой у взрослых птиц. Эта «большеногость», и в первую очередь относительно очень большие цевка и пальцы, создает большую площадь опоры, помогая птенцу удерживаться на небольшом открытом уступе скалы при любых неблагоприятных погодных условиях (ветер, мокрые, скользкие камни и т. д.). Наиболее «длинноноги» птенцы кайр, так как по сравнению с гнездом гагарки их «гнездо» более открыто; кроме того, скученность птиц на карнизах также требует от птенца бо́льших усилий для того, чтобы удержаться на скале, чем у одиночно гнездящихся гагарок. В течение I—III стадий, т. е. за все время пребывания на суше, относительная длина отделов ноги меняется незначительно, и только уже перед самым спуском на воду, когда тело птенца принимает более вертикальное положение, близкое к поставу тела взрослых птиц, четко видно некоторое увеличение длины голени и укорачивание цевки и пальцев.

Интересно, что у птенца гагарки в течение первых 8—10 дней после вылупления заметно увеличивается относительная длина бедра и голени; несколько менее это выражено у толстоклювой кайры. На 8—10-й день диаграммы ноги обеих видов кайр и гагарки становятся сходными. Повидимому, у тонкоклювой кайры в филогенезе формирование «длинноногости» птенца целиком сдвинулось на эмбриональные стадии, тогда как у толстоклювой кайры и особенно у гагарки «длинноногость» частично формируется в эмбриогенезе, а частично — еще в первые дни постэмбрионального развития. Длинные ноги облегчают птенцу и спуск в море: широко расставленные длинные пальцы с натянутой между ними плавательной перепонкой как бы дополняют несущие поверхности еще маленьких крыльев. «Коротконогость» взрослых птиц, проводящих большую часть жизни на воде, отчетливо показывает, что «длинноногость» нужна птенцу лишь во время его пребывания в гнезде.

Изменение пропорций ноги чистика идет по типу, сходному с таковым у гагарки, однако по относительной длине нога птенца больше приближается к ноге взрослых птиц, что, вероятно, связано с гнездованием в укрытиях, не требующим от птенца резких приспособительных изменений скелета ноги.

Тупик стоит несколько особняком, ибо, несмотря на хорошую укрытость гнезда, нога птенца очень велика. Вероятно, это связано с «длинноногостью» взрослых тупиков. Дальнейшее изменение пропорций, несомненно, связано с экологическими особенностями вида. Поздно приобретая терморегуляцию, птенец первые дни малоподвижен; вероятно, в связи с этим ко II стадии происходит некоторое уменьшение относительных размеров ноги. Однако после установления терморегуляции (на 6—7-й день) птенец становится подвижным, бегает по норе, иногда роет отнорки из гнездовой камеры, и в связи с этим на III стадии происходит увеличение относительной длины голени и пальцев. Перед вылетом из норы пропорции ноги птенца сходны с таковыми взрослых тупиков, а по относительным размерам лишь слегка превышают ногу взрослых.

Сходство относительных размеров крыльев у однодневных птенцов всех изученных видов, за исключением тупика, вероятно, является филогенетическим признаком, указывающим на единое происхождение этих видов. Сохранение черт сходства в первые дни постэмбрионального развития, повидимому, объясняется не только относительной функциональной бездеятельностью крыльев, но и сходным способом использования крыльев как дополнительной опоры при ходьбе. Большая относительная величина крыльев у птенца тупика для меня непонятна. Общим для всех видов является неравномерный рост отделов крыла, причем скорость увеличения относительной длины тем больше, чем проксимальнее отдел (наибольшая у плеча, наименьшая — у кисти).

Сходство и различия в изменении пропорций крыла связаны с особенностями биологии видов. У открыто гнездящихся видов (гагарка, кайры), несмотря на известную специфичность изменения пропорций, перед спуском на воду (III стадия) общая относительная длина крыла и пропорции его отделов более или менее сходны и отчетливо отличаются от пропорций взрослых птиц (относительно более быстрый рост плеча). Отставание в росте предплечья и особенно кисти, повидимому, связано с тем, что у птенцов этой группы маховые перья начинают развиваться лишь на 50—55-й день после вылупления (R. Johnson, 1938). Это согласуется с указанием Н. В Бельского (1946), что наиболее интенсивный рост кисти у голубей непосредственно предшествует появлению зачатков маховых перьев. При общей длине крыла, почти сходной с длиной крыла взрослых птиц (по относительной длине), птенец способен спланировать со скалы в море. Относительно очень длинное плечо позволяет при планировании со скалы в море и при нырянии отнести больше назад работающие плоскости крыла, что важно при сдвинутом каудально из-за отно-

сительно больших, тяжелых лап центре тяжести (уже Ю. М. Кафтановский, 1951, указывал, что у чистиковых при нырянии плечо почти не участвует в движении и направлено назад, благодаря чему работающая плоскость крыла — предплечье и особенно кисть — располагается на оси центра тяжести). Таким образом, сходные пропорции крыла птенцов кайр и гагарки при сходе на воду (III стадия) связаны со сходными условиями их спуска на воду и жизнью в море.

У укрыто гнездящихся видов (чистик, тупик) скелет крыла птенцов на III возрастной стадии по относительным размерам заметно превышает скелет крыла как взрослых птиц, так и птенцов группы А. Соотношение скелетных элементов крыла сходно с таковым взрослых птиц, так как ранее отстававшие в росте предплечье и кисть между II и III стадиями росли быстрее. Следует добавить, что абсолютные размеры скелета крыла птенцов уже очень близки к таковым взрослых птиц (меньше лишь на 1,5—3 см). В это же время (20—22-й день) пеньки второстепенных маховых развернулись уже значительно, а пеньки первостепенных маховых начинают разворачиваться. Более быстрый рост скелета крыла тупика, видимо, связан с тем, что он покидает гнездовую нору на крыле, активным полетом (норы расположены на плато островов, часто вдали от моря). Птенец чистика уходит в море, чередуя планирующий полет с перебежками по земле; видимо, требованиями планирующего полета-спуска объясняется некоторое сходство пропорций крыла 18—20-дневных кайр и гагарок с пропорциями крыла 35—37-дневного чистика.

Изложенные материалы показывают, что у изученных видов, относящихся к хорошо обособленному, генеалогически однородному отряду чистиковых птиц, в постэмбриональном периоде развития отсутствует стадия «индифферентного обобщенного» птенца, повторяющего в своем строении организацию предков птиц. Уже при вылуплении из яйца птенцы обладают специфическими видовыми пропорциями конечностей, приспособленных к конкретным условиям существования (и другими, также приспособительными анатомическими особенностями; Карташев, 1950). Изменения пропорций конечностей (и их поясов; Карташев, 1950) в постэмбриональной жизни имеют явно приспособительный характер и выражают единство организма с окружающими его условиями жизни в любом периоде онтогенеза. Биологический смысл возрастных анатомических особенностей строения может быть вскрыт только при изучении поведения и интимных условий жизни растущего организма. Подобные морфолого-экологические исследования дают возможность понять специфику видовых особенностей на протяжении всего онтогенеза, формирующихся под влиянием условий жизни.

К этому нужно добавить, что, видимо, возрастные изменения пропорций конечностей определяются интимными условиями жизни не только у чистиковых, но и у других птиц и млекопитающих. Так, птенец султанки имеет относительно более длинные задние конечности, чем взрослые, что, вероятно, обеспечивает ему возможность следовать за взрослой птицей по водной растительности и топкому берегу. Относительно больше, чем у взрослых, задние конечности утят; растут у них задние конечности в первые дни относительно быстрее, чем крылья, что связано с использованием ног при плавании и нырянии. В противоположность этому, задние конечности птенцов тетеревиных птиц относительно невелики: при опасности птенец не убегает, а затаивается; затем быстрое развитие оперения крыла позволяет птенцу уходить от опасности, взлетая и укрываясь в кронах деревьев и в гуще кустов. Хорошо видная «длинноногость» новорожденных лосей и оленей дает им возможность следовать за родителями. Мало подвижные, растущие в гнезде, белки имеют при рождении относительно более короткие, чем у взрослых, задние конечности. Поэтому при изучении постэмбрионального развития животных следует обращать внимание и на характер возрастного изменения пропорций.

Литература

Бельский Н. В., 1946. Рост целого и части в постэмбриональном развитии голубя. ДАН СССР, т. L1, № 1.

Васнецов В. В., 1946. Дивергенция и адаптация в онтогенезе, Зоол. журн., т. XXV, вып. 3.

Карташев Н. Н., 1950. Материалы по биологии развития чистиковых птиц Восточной Атлантики (дисс.), МГУ.

Кафтановский Ю. М., 1941. Опыт сравнительной характеристики биологии размножения некоторых чистиковых, Тр. гос. заповедника «Семь Островов», вып. I. М.— 1951. Чистиковые птицы Восточной Атлантики, изд. МОИП.

Познанин Л. П., 1948. Адаптивные особенности постэмбрионального роста некоторых птиц, Изв. АН СССР, серия биол., № 3.

Шмальгаузен И. И., 1928. О закономерностях роста у животных, Природа, № 9.

Штрайх Г. и Светозаров Е., 1938. Развитие пропорциональности в процессе роста птиц, Арх. анат., гистол. и эмбриол., т. 18, вып. 2.

Юдин К. А., 1950. Морфологические адаптации сем. Falconidae в связи с вопросами систематики, Сб. «Памяти акад. П. П. Сушкина», Изд-во АН СССР.

Banzhaf W., 1929. Die Vorderextremität von Opisthocomus cristatus (Vieillot), Zschr f. Morphol. u. Oekol. d. Tiere, Bd. 16, Hft. 1—2.

Böker H., 1927. Die biologische Anatomie der Flugarten der Vögel und ihre Phylogenie. J. f. Ornithol., Bd. 75, Hft. 2.

Johnson R., 1938. Development of remiges of Atlantic Murre, The Auk, vol. 55, No. 3

Marples B. J., 1930. The proportions of bird's wings and their changes during development, Proceed. of the Zool. Soc. of London, Part 4.

Schaub S., 1908. Beiträge zur Kenntnis der postembryonalen Entwicklung der Ardeiden Zool. Jb., Abt. f. Anatomie, Bd. 25, Hft. 2.

Schmalhausen J., 1927. Beiträge zur quantitativen Analyse der Formbildung. II. Das Problem des proportionalen Wachstum, W. Roux' Archiv f. Entwicklungsmechanik der Organismen, Bd. 110, Hft. 1.

Sumner E. L., 1933. The growth of some young raptorial birds, Univ. of California Publ. in Zool., vol. 40, No. 4.

ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

ТОМ XXXIV 1955 ВЫП. 4

ИНКУБАЦИЯ ЯИЦ ГАГИ (SOMATERIA MOLLISSIMA L.)

В. В. РОЛЬНИК

Естественно-научный институт им. П. Ф. Лесгафта

Гагачий пух, как известно,— наилучший материал для сохранения тепла и притом наиболее легкий. Гага выщипывает пух с груди и брюшка и выстилает им гнездо, предохраняя яйца от слишком больших охлаждений в суровых условиях Крайнего Севера. Сбор пуха из гнезд гаги дает основное количество промыслового гагачьего пуха. Потребность в этом высококачественном пухе обусловила необходимость увеличения численности обыкновенной гаги (Somateria mollissima L.).

Перечисляя мероприятия по увеличению численности гаги, А. Н. Формозов (1930) предложил поставить опыты по инкубации ее яиц.

До наших опытов по искусственной инкубации яиц гаги Эвансом (W. Evans, 1891) описана инкубация одного гагачьего яйца, а М. Некрасовым (1925) — выведение нескольких гагачат в Соловецком биосаде на русской печи без наблюдения за температурой; повидимому, гагачата были выведены из сильно насиженных гагачьих яиц, вынутых из гнезд незадолго до естественного вывода.

Температурный режим гнезда гаги

С целью установления необходимого температурного режима для инкубирования яиц гаги нами был изучен естественный режим ее гнезда при помощи 10-метровых термопар. Такая длина термопар обеспечивала наблюдателю возможность находиться на сравнительно большом расстоянии от гнезда и, таким образом, не тревожить насиживающую птицу. Для измерения температуры в разных точках гнезда при помощи одного измерительного прибора — гальванометра все шесть термопар были соединены с переключателем. Точность измерений была равна ±0,1—0,2°. Мы измеряли температуру верхней поверхности яйца, соприкасающейся с телом птицы, двух боковых и нижней части яйца. Прикрепление термопар к яйцу проводилось посредством специально изготовленной сеточки, состоящей из центрального резинового кольца, к которому прикреплены термопары, и двух периферических матерчатых колец, соединенных перекладинами с центральным (рис. 1). Такая сеточка обеспечивала плотное прилегание термоспаев к яйцу и некоторую изоляцию их от окружающего воздуха. Более полно методика изучения температурного режима гнезда описана в нашей работе 1939 г. Обработка материалов была проведена методом вариационной статистики.

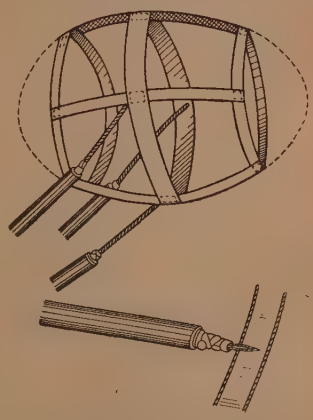


Рис. 1. Способ прикрепления термопар к яйцу

В табл. 1 приведены результаты наших наблюдений в заповеднике «Семь Островов».

Данные табл. 1 показывают, что 1) разница температур верхней и нижней поверхности яйца около 3°, хотя расстояние между ними (средняя ширина яйца гаги) равно всего лишь около 5 см; 2) температура

Таблица 1

Температурный режим гнезда гаги

Точка измерения т-ры	Колич. измерений	Т-ра в °С (средн. арифметическое)	Коэффициент вариации (в %)*
Верх яйца	130	37,3±0,8	3,3
Бок „	125	35,6±0,8	3,4
Низ „	131	34,3±0,8	3,8
Воздух в гнезде	132	35,0±1,2	5,1

* Подсчитывался по формуле $\frac{\sigma \cdot 100}{M}$, где σ — основное отклонение, а М — среднее арифметическое.

воздуха в центре гнезда почти у верха яйца близка к температуре боковой части яйца; 3) температура в гнезде гаги сильно колеблется.

Многочисленные наблюдения за поведением гаги показали, что она не уходит с гнезда надолго, если ее к этому не принуждают. Но встает и поворачивается в гнезде гага очень часто. Во время круглосуточного

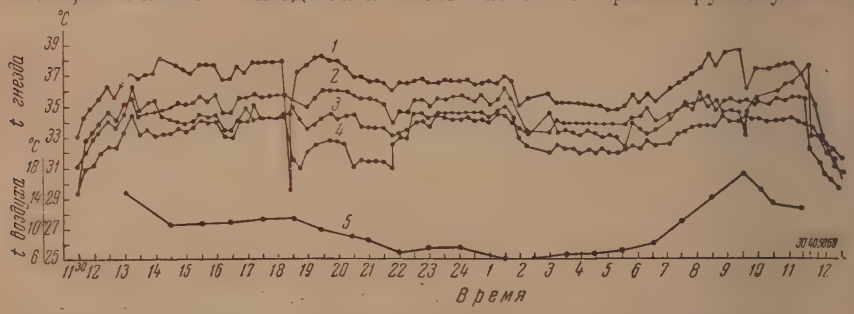


Рис. 2. Естественный температурный режим в гнезде гаги 10 июля 1940 г.

Температура: *1*—верха яйца, *2*—бока яйца, *3*—низа яйца, *4*—воздуха в гнезде, *5*—воздуха около гнезда

наблюдения за поведением гаги было установлено, что самка поворачивается и пересаживается в гнезде в среднем один раз в час. Самое продолжительное время между двумя поворотами — 2 ч. 45 м., самое короткое — 2—5 мин.

Температура брюшка гаги (39,6°) примерно на 30° выше, чем температура воздуха вокруг гнезда (6—12°). Следовательно, при частых поворотах гаги во время насиживания в гнезде ее все время циркулируют токи теплого и холодного воздуха. Наши измерения размаха и частоты колебаний температуры в гнезде гаги (рис. 2) показали, что в течение суток температура верхней поверхности яйца колеблется от 34 до 40°, а нижней — от 30 до 37°. Наличие частых колебаний температуры в гнезде гаги подтверждается сравнением данных изменяемости температуры разных поверхностей яйца каждые 15 мин. с точностью до 0,2° (табл. 2).

Таблица 2

Колебания температуры в гнезде гаги

Повторяемость температур	Колич. измерений т-ры			
	верх яйца	бок яйца	низ яйца	воздух в гнезде
Т-ра изменялась в течение 15 мин.	169	145	151	152
Т-ра не изменялась 15 мин. подряд	33	36	36	33
То же, 30 мин.	10	6	5	11
„ „ 45 мин.	1	3	3	6
„ „ 60 мин.	—	1	3	—
„ „ 75 мин.	—	—	—	—
„ „ 90 мин.	—	—	1	2
Всего измерений	213	191	199	202

Из табл. 2 видно, что более чем в 75% случаев температура всех частей яйца изменяется в течение 15 мин. Только боковая и нижняя поверхности яйца имеют несколько более постоянную температуру. Повышение температуры яйца до уровня нормальной после отсутствия гаги на гнезде продолжается 2—3 часа (рис. 2). Понижение же температуры яйца после отлета происходит относительно быстро — до температуры окружающего воздуха в течение около 30 мин. Температура у верхней поверхности яйца значительно быстрее поднимается до уровня нормальной, чем температура у нижней, но и падение ее у верхней поверхности яйца происходит значительно быстрее. Следовательно, амплитуда колебаний у верхней части яйца, именно там, где находится эмбрион, больше. Эти данные показывают также, что охлаждение эмбриона во время привставания гаги на гнезде может быть довольно глубоким, но непродолжительным. Кроме того, из рис. 2 видно, что температура в гнезде колеблется в соответствии с температурой воздуха вокруг гнезда и изменяется в течение суток.

Все вышеуказанные данные приводят нас к выводу, что характерной чертой температурного режима гнезда гаги являются частые и довольно сильные колебания температуры. Развивающиеся эмбрионы птиц хорошо приспособились к колебаниям температуры в гнезде, и в результате длительного естественного отбора эти колебания стали необходимыми для нормального развития эмбриона. На целесообразность создания колебаний температуры при инкубации яиц сельскохозяйственных птиц, а особенно яиц водоплавающих птиц (уток и гусей), указывают В. В. Фердинандов (1931), А. А. Вильнер (1935), Н. П. Третьяков (1937), В. В. Рольник (1939) и др. Изучение температурного режима гнезда гаги также показало необходимость применения колебаний температуры при искусственной инкубации гагачьих яиц.

Инкубация яиц гаги

В связи с тем, что режим инкубации каждого последующего года строился на основе результатов опыта инкубации предыдущего года, мы считаем хронологическое изложение наилучшим.

1939 год. Инкубация яиц гаги велась на о-ве Харлов заповедника «Семь Островов» в маленьких (50—200 яйцемест) инкубаторах с обогревом керосиновыми лампами. Сбор яиц проводился на островах, находящихся на значительном расстоянии от заповедника (40—60 км).

Таблица 3

Влияние сроков хранения ненасиженных яиц гаги на результаты выводимости гагачат

Число дней хранения	Общее колич. яиц	Число яиц		Число вылупившихся гагачат	
		с неразвившимися эмбрионами	с погибшими эмбрионами	абс.	%
2	6	1	1	4	67
5	5	—	2	3	60
7	13	7	—	6	46
8	10	7	2	1	10

В 1939 г. выводимость гагачат была значительно снижена вследствие губительного влияния охлаждения и встряхивания яиц при перевозке их на моторном боте с места сбора яиц к месту, где проводилась инкубация. Из 57 перевозившихся насиженных яиц в 31 яйце эмбрионы погибли до закладки в инкубатор, а из оставшихся 26 яиц вывелся только один гагачонок. В работе Стайлса и Уатерсона (K. A. Stiles a. K. L. Watterson, 1937) показано, что систематическое сильное встряхивание яиц в 1-й день инкубации вызвало гибель 99,4% куриных эмбрионов.

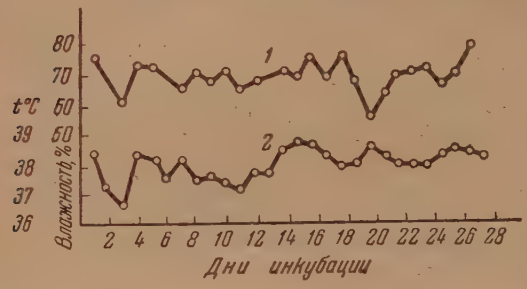


Рис. 3. Температура и влажность в инкубаторе № 1 в 1939 г.

1—влажность (средняя 71%), 2—температура на верхнем уровне яиц (средняя 38,0°)

Наблюдения показали, что хранение ненасиженных яиц гаги в течение 7—8 дней при температуре 15° сильно снижает жизнеспособность эмбрионов. Многие исследователи (Никитин, 1923; Прикер и Третьяков, 1937; Ch. L. Edwards, 1902 и др.) указывают на понижение жизнеспособности эмбрионов при хранении яиц сельскохозяйственных птиц. Данных по хранению перед инкубацией яиц диких птиц мы в литературе не встречали. Наши данные о влиянии сроков хранения яиц гаги на выводимость гагачат сведены в табл. 3.

Срок хранения яиц гаги, не имеющего вредных последствий, значительно меньше допустимого для куриных яиц.

Перед закладкой яиц инкубатор выверяли и в нем устанавливали температуру 38—39° на верхнем уровне яйца. Температуру и относительную влажность воздуха в инкубаторе тщательно контролировали и регистрировали каждый час. Относительная влажность определялась психрометром Августа, сделанным из двух небольшого размера термометров, прикрепленных к дощечке в наклонном положении параллельно друг другу. Дощечка подвешивалась в инкубаторе недалеко от его наружной стеклянной стенки так, что шарики обоих термометров находились на верхнем уровне яиц. Один из шариков прикрывался кусочком марли, опущенным нижним концом в чашечку с дестиллированной водой, стоящую на лотке с яйцами. К дощечке была прикреплена лампочка от ручного фонарика, соединенная с батарейкой, что давало возможность точнее определить показания термометров. Переворачивание яиц проводилось вручную со 2-го дня инкубации по два-три раза в день, а с 5-го дня до конца инкубации — по пять-восемь раз в день. Охлаждение яиц мы также проводили со 2-го дня инкубации. Не считая охлаждений при переворачивании, овоскопировании и взвешивании яиц, а также часто при ежечасной записи показаний температуры в инкубаторе, мы охлаждали

ли яйца по два-три раза в день в течение 5—30 мин. Для увеличения влажности воздуха в инкубаторе яйца один-два раза в день (со 2-го дня инкубации) опрыскивались водой.

В каждом инкубаторе был несколько отличный режим. Температура на верхнем уровне яиц была равна в среднем около 38°. В инкубаторе № 1 температура воздуха имела частые, но небольшие колебания; средняя влажность за период инкубации была равна 71% (рис. 3). В инкубаторе № 2 в первую половину инкубационного периода были резкие и продолжительные понижения температуры (ниже 34°) вследствие низкой температуры в помещении для инкубации. Влажность была равна 62%. Данные о колебании температуры и влажности в инкубаторах приведены в табл. 4.

Таблица 4

Коэффициенты вариации часовых и среднесуточных данных по температуре и влажности в инкубаторах (в %)

Коэффициенты вариации	Год	Инкубатор № 1			Инкубатор № 2		
		влажность	т-ра на уровне		влажность	т-ра на уровне	
			верхнем	нижнем		верхнем	нижнем
Отклонения часовых данных от среднесуточных	1939	9,1	2,0	—	6,5	1,9	—
	1940	7,1	2,1	2,2	6,8	2,6	2,1
	1941	9,5	2,2	2,3	9,4	2,7	2,9
Отклонения средне-суточных данных от средних за весь сезон инкубации	1939	7,5	1,3	—	10,6	1,6	—
	1940	6,7	0,8	—	5,2	1,1	—
	1941	5,4	1,2	—	5,0	1,0	—

Данные о режиме в инкубаторах интересно сопоставить с результатами выводимости в них гагачат (табл. 5).

Таблица 5

Результаты выводимости гагачат в инкубаторах в 1939 г.

Инкубатор	Яйца, привезенные с отдаленных островов				Яйца с о-ва Харлов				Общее количество заложенных яиц	% вывода из яиц		
	насиженные		ненасиженные		насиженные		ненасиженные					
	колич. заложенных	% вывода	колич. заложенных	% вывода	колич. заложенных	% вывода	колич. заложенных	% вывода		насиженных	ненасиженных	общий
№ 1	—	—	11	81,8	8	87,5	7	100	26	87,5	88,9	88,5
№ 2	26	3,8	4	25,0	21	81,0	2	0	53	38,3	16,7	35,8
Всего	26	3,8	15	66,7	29	82,8	9	77,8	79	45,5	70,8	53,2

Табл. 5 показывает, что в инкубаторе № 1 выводимость гагачат значительно выше; следовательно, мы можем предполагать, что режим этого инкубатора был лучшим. Всего в 1939 г. из 79 насиженных и ненасиженных яиц, заложенных в инкубатор, вывелось 42 гагачонка (53,2%).

Для проверки правильности проводимого нами в 1939 г. режима искусственной инкубации гагачьих яиц и для установления в дальнейшей инкубации оптимального режима мы провели в 1939 г. биологический контроль результатов инкубации и пришли к выводу, что обогрев яиц был недостаточным.

1940 год. Для транспортировки яиц гаги в 1940 г. был применен сконструированный нами специальный ящик (рис. 4), предохраняющий яйца от встряхивания и сильного охлаждения, что снизило гибель эмбрионов в насиженных яйцах вследствие перевозки до 10%.

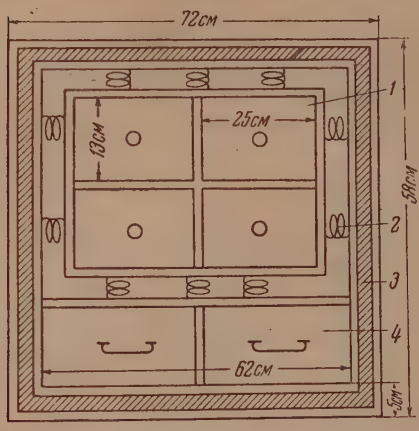


Рис. 4. Разрез ящика для перевозки яиц

1—внутренний ящик, куда помещаются яйца, 2—пружины, 3—прокладка из войлока, 4—бидоны с горячей водой

В соответствии с данными биологического контроля 1939 г. был изменен режим инкубации и повышена температура в инкубаторе на нижнем уровне яйца (в среднем 34,6°). Это в свою очередь повысило общий обогрев яйца, несмотря на то, что температура на верхнем уровне яиц оставалась почти такой же, как в 1939 г. (в среднем 38,2°, колебания от 35 до 39°). В отличие от 1939 г. в 1940 г. колебания температуры в инкубаторах были более регулярными, без длительных отклонений от средней температуры (табл. 4, рис. 5 и 6). Влажность в среднем за весь период инкубации в обоих инкубаторах была около 60%. Взвешивание, овоскопирование и охлаждение проводились так же, как и в 1939 г., а переворачивание яиц чаще — 10—12 раз в сутки. Опрыскивание яиц для повышения влажности производилось по мере необходимости, но не чаще двух раз в сутки.

Результаты инкубации в 1940 г. сведены в табл. 6.

Из табл. 6 видно, что в 1940 г. из 179 заложенных в инкубаторы яиц, в том числе и насиженных, вылупилось 170 гагачат (95%). Если же учитывать лишь выводимость из ненасиженных яиц, которые только и допускаются для инкубации яиц сельскохозяйственных птиц, то процент вывода гагачат в 1940 г. был равен 97,3%. Следовательно, осуществленный в 1940 г. режим инкубации соответствовал основным требованиям развивающегося эмбриона гаги.

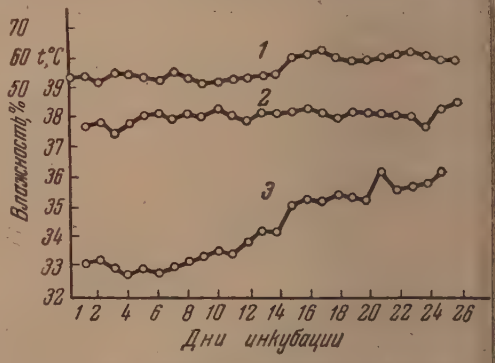


Рис. 5. Температура и влажность в инкубаторе № 1 в 1940 г.

1—влажность (средняя 58%), 2—температура на верхнем (средняя 33,2°) и 3—на нижнем (средняя 34,3°) уровне яиц

По вопросу о режиме влажности, необходимом при инкубации яиц сельскохозяйственных птиц, существуют разногласия. Наши данные показывают, что при оптимальном температурном режиме инкубации яиц гаги некоторое различие в проценте относительной влажности воздуха в инкубаторе не является особо лимитирующим фактором. Так, в 1939

Таблица 6

Результаты выводимости гагачат в инкубаторах в 1940 г.

Инкубатор	Насиженные яйца		Ненасиженные яйца		Всего	
	колич. заложенных	% вывода	колич. заложенных	% вывода	колич. заложенных	% вывода
№ 1	40	90,0	75	97,3	115	94,8
№ 2	64	95,3	—	—	64	95,3
Итого . . .	104	93,3	75	97,3	179	95,0

в инкубаторе № 1 при влажности 71% выводимость гагачат была лучше, чем в инкубаторе № 2 при влажности 62%, а в 1940 г. еще более высокая выводимость была в обоих инкубаторах при влажности 58—62% (см. также соотношение влажности и усушки, табл. 10). На основании анализа данных наших опытов по инкубации яиц гаги в 1939 и 1940 гг. нами была составлена инструкция по инкубации яиц гаги (Рольник, 1943).

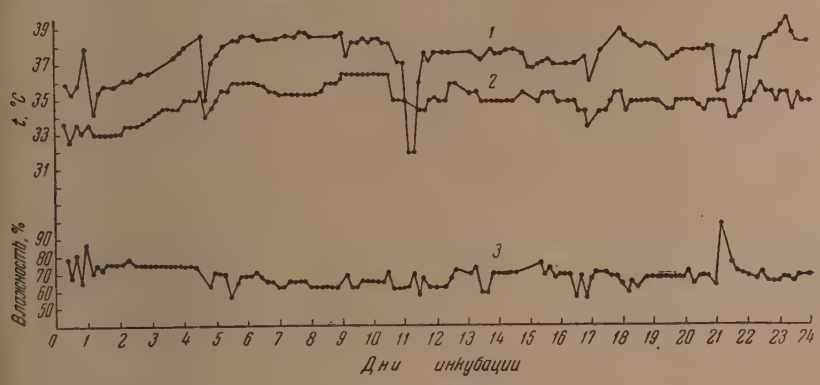


Рис. 6. Режим температуры и влажности в инкубаторе № 2 в течение суток 13 июня 1940 г.

1—температура воздуха в инкубаторе на верхнем и *2*—на нижнем уровне, *3*—процент влажности

1941 год. Руководствуясь нашими данными, студенты Московского зоотехнического института, Сорока и Ильиных провели в 1941 г. в заповеднике «Семь Островов» опыты по инкубации яиц гаги. Им удалось получить 97,0% вывода гагачат.

Мы проводили инкубацию яиц гаги в 1941 г. во вновь организованном Кандалакшском заповеднике на островах Белого моря и установили ряд отличий в гнездовании гаги на Семи Островах Баренцова моря и на островах Кандалакшской губы Белого моря. (В дальнейшем мы будем прибегать для краткости к терминам «гага Баренцова моря» и «беломорская гага».) Гага Баренцова моря отыскивает место для гнезда в глубоких нишах и трещинах скал; нередки гнезда и на открытом плато, где защитой от ветра служит какой-либо небольшой валун. У беломорской гаги гнезда чаще всего бывают устроены в густых зарослях у стволов ели, в буреломе. Кроме того, по нашим наблюдениям, имеются различия в размере и весе яиц, а также в количестве яиц в кладке (табл. 7).

Таблица 7

Различия в размерах и количестве яиц в кладке у беломорской гаги и гаги Баренцова моря

Разновидность гаги	Колич. измерений	Средний размер яиц в мм		Колич. взвешиваний	Вес яиц в г			Колич. осмотренных гнезд	Средн. колич. яиц в кладке
		длина	ширина		средн.	мин.	макс.		
Гага Баренцова моря . .	193	78,3	51,4	125	109,5	94	123	72	3,8
Беломорская гага . . .	207	79,4	51,5	53	116,1	103,5	133,1	68	5,0

Таблица 8

Результаты выводимости гагачат в инкубаторах в 1941 г.

Инкубатор	Насиженные яйца		Ненасиженные яйца		Всего	
	колич. заложенных	% вывода	колич. заложенных	% вывода	колич. заложенных	% вывода
№ 1	—	—	51	80,4	51	80,4
№ 2	192	76,0	10	80,0	202	76,2
Итого	192	76,0	61	80,3	253	77,1

Сбор яиц производился на разных островах Кандалакшского заповедника. Затем яйца перевозились на лодке за 5—25 км на о-в Лодейный, где проводилась инкубация. Во время сбора и перевозки мы всячески охраняли яйца от встряхивания и охлаждения, но специальных ящиков для перевозки нам применить не удалось. Привезенные яйца мы быстро овоскопировали и закладывали в инкубатор. От момента сбора до закладки проходило не больше суток. Заложено в инкубаторы 253 яйца, из них 61 ненасиженное и 192 насиженных (большинство насиженных яиц имело 10—12-дневные эмбрионы).

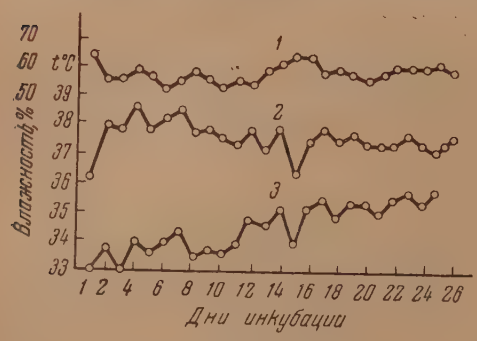


Рис. 7. Температура и влажность в инкубаторе № 1 в 1941 г.

1—влажность (средняя 59%), *2*—температура на верхнем (средняя 37,7°) и *3*—на нижнем (средняя 34,5°) уровне яиц

Среднесуточная температура в помещении для инкубаторов была равна 20—24°, в инкубаторах — на верхнем уровне 37,7—37,8°, на нижнем — в инкубаторе № 1 34,5°, № 2 33,6°. Колебания температуры в инкубаторах были несколько более резкими, чем в 1940 г. (табл. 4). Влажность в обоих инкубаторах была, в среднем, около 60% (рис. 7). Взвешивание, овоскопирование, охлаждение и переворачивание яиц производились очень редко.

Результаты инкубации 1941 г. сведены в табл. 8.

Из табл. 8 видно, что выводимость гагачат в 1941 г. была ниже, чем в 1940 г.,— 77,1% (из 253 яиц вывелось 195 гагачат). Данные биологического контроля инкубации 1941 г. показывают, что температурный режим инкубации в этом году был ниже оптимального. А между тем в 1941 г. режим температуры при инкубации

мало отличался от режима в 1940 г. Однако пониженный процент вывода гагачат в опытах 1941 г. и данные биологического контроля заставляют предположить, что для искусственной инкубации яиц беломорской гаги, имеющей более крупные яйца и гнездящейся в местах с более высокой температурой воздуха, повидимому, необходимо применять несколько более высокую температуру.

Биологический контроль инкубации

Приведенные выше результаты вывода гагачат, однако, неполнотою характеризуют тот или иной режим инкубации. Чтобы установить такой режим инкубации, который будет отвечать жизненно необходимым требованиям эмбрионов птиц, сложившимся в результате длительного естественного отбора, необходимо изучить также биологическую реакцию эмбрионов на тот или иной режим. Такое изучение и есть метод биологического контроля инкубации. Биологический контроль при инкубации яиц неодомашненных птиц еще более необходим, так как весьма возможно, что условия для развития эмбрионов сельскохозяйственных птиц, прошедших в течение ряда поколений искусственную инкубацию, отличаются от условий, которые необходимы для развития эмбрионов птиц, проходивших свое развитие только в естественных условиях в гнезде.

Мы проводим биологический контроль по схеме, предложенной М. Я. Прицкером (1935) и Г. К. Отрыганьевым (1938). В качестве биологических показателей реакции гагачьих эмбрионов на примененный режим инкубации мы анализировали данные: 1) по усушке яиц (потеря веса в течение инкубации); 2) по распределению смертности зародышей в течение инкубации; 3) по продолжительности вывода партии гагачат (время, протекающее от момента выхода из яйца первого гагачонка до выведения последнего); 4) по средней продолжительности инкубации; 5) по средней длительности вылупления одного гагачонка — от момента наклева до выхода из яйца; 6) по внешнему виду выведенных гагачат; 7) по степени обескровливания сосудов аллантоиса, выстилающего внутреннюю поверхность скорлупок после выхода из них гагачат.

Принято считать, что по усушке яиц во время инкубации можно приближенно судить о режиме влажности в инкубаторе. Однако усушка яиц сельскохозяйственных птиц имеет значительные индивидуальные колебания.

Мы проводили взвешивание всех инкубируемых яиц каждые 5 дней. Кроме того, нами собраны в 1940 г. данные по усушке яиц в семи гнездах и в 1941 г. в четырех гнездах начиная с 6-го дня естественной инкубации, так как гаги особенно пугливы в первые дни насиживания (табл. 9). Следует отметить, что гнезда гаги находятся как на сухом, так и на влажном грунте, что, безусловно, должно отражаться на влажности воздуха в гнезде, а следовательно, и на усушке.

Таблица 9

Данные по усушке яиц в гнездах гаги

Дни инкубации	Усушка яиц в % к первоначальному весу у гаги					
	Баренцова моря (1940 г.)			беломорской (1941 г.)		
	мин.*	макс.*	средн.	мин.*	макс.*	средн.
6—10	2,4	2,4	2,4	1,3	2,4	2,0
11—15	2,6	3,6	3,0	2,4	3,0	2,7
16—20	4,1	5,0	4,3	—	—	—

* Средняя по гнезду.

Несколько большая усушка яиц гаги Баренцова моря, возможно, связана с меньшим их размером и соответственно большей относительной поверхностью, с которой происходит испарение.

Усушка яиц гаги при искусственной инкубации также варьирует (табл. 10).

Таблица 10

Данные по усушке яиц гаги при искусственной инкубации

Год опытов	Инкубатор	% влажности в среднем за весь период инкубации	Колич. яиц	Средн. вес 1 яйца до закладки в г	Средн. усушка в % к первоначальному весу				Вес гагачат в % к первоначальному весу яйца
					за 5 дней	за 10 дней	за 15 дней	за 20 дней	
1939	№ 1	71	36	109,2	2,3	4,0	6,0	9,4	—
	№ 2	62	29	108,1	2,6	5,2	7,1	11,1	—
1940	№ 1	58	115	109,6	1,7	3,6	6,0	8,6	68
	№ 2	62	64	107,7	2,4	4,7	7,8	11,1	68
1941	№ 1	59	51	116,1	2,1	—	6,4	9,3	67,5
	№ 2	58	33	113,6	2,8	—	8,5	11,6	—

Из табл. 9 и 10 видно, что усушка в гнездах в 1941 г. была меньше, чем в 1940 г., а в инкубаторах несколько больше. Сравним данные по проценту относительной влажности в инкубаторах с данными по усушке яиц в них. Несмотря на то, что влажность в обоих инкубаторах в 1940 г. была примерно одинаковой, усушка яиц в них различна. Это показывает, что усушка яиц зависит не только от влажности воздуха. В наших опытах разная величина усушки, повидимому, зависела от различной скорости обмена воздуха в инкубаторах несколько разной конструкции. При различной усушке яиц в инкубаторах в 1940 г. процент вывода гагачат (а следовательно, жизнеспособность эмбрионов) был одинаково высоким, а в 1939 г.— низким, несмотря на то, что усушка яиц в каждом из инкубаторов была примерно одинаковой в 1939 и 1940 гг. Все указанное приводит нас к выводу, что причины и следствия варьирования усушки яиц еще не вполне ясны, и мы может говорить только о допустимой амплитуде усушки. Для инкубации гагачьих яиц она такова: средняя усушка яиц от начала инкубации за 5 дней 1,7—2,4%, за 10 дней — 3,6—4,7%, за 15 дней — 6,0—7,8%, за 20 дней — 8,6 — 11%. Нормальный вес гагачат — 67—69% первоначального веса яиц.

Данные по распределению смертности эмбрионов в течение инкубации в 1939 г. таковы: при инкубации ненасиженных яиц и насиженных, но не перевозившихся на мотоботе, около половины погибших эмбрионов относится к последним дням инкубации. Это так называемые задохлики. Такое распределение смертности эмбрионов совпадает с кривой смертности куриных эмбрионов при благоприятных условиях инкубации. При инкубации же насиженных яиц, привезенных на мотоботе с других островов, гибель эмбрионов была сравнительно равномерной в течение всего периода инкубации (по одному-два эмбриона в день), но сильно повышалась с 9-го по 20-й день инкубации. Повышение смертности эмбрионов сельскохозяйственных птиц в середине инкубации обычно означает неполноценность яиц, обусловленную либо неправильным кормлением маточного стада, либо длительным хранением яиц. В нашем случае неполноценность яиц была вызвана сотрясением их при перевозке. В 1940 г. был достигнут высокий процент вывода гагачат, и, следовательно, смертность эмбрионов была невелика. Из девяти погибших в течение инкубации эмбрионов

только четыре погибло с 10-го по 15-й день, а пять зародышей погибло в самом конце инкубации (задохлики с неправильным положением эмбриона в яйце и невтянутым желтком). Эти данные убедительно показали наличие корреляции между благоприятными условиями инкубации гагачьих яиц и таким распределением смертности, когда больше половины немногочисленных погибших эмбрионов приходится на последние дни инкубации. Распределение смертности гагачьих эмбрионов в 1941 г. было примерно таким же, как в 1940 году.

Продолжительность вывода всех цыплят из партии одновременно заложенных яиц также характеризует режим инкубации (Прицкер, 1935; Прицкер и Третьяков, 1937). Чем ближе к оптимуму применяемый режим инкубации, тем сильнее и жизнеспособнее все эмбрионы, тем более дружно протекает вывод. Нарушение режима инкубации действует по-разному на различные эмбрионы, и вывод делается более растянутым. Данные о продолжительности вывода гагачат подтверждают оптимальность режима инкубации в 1940 г. по сравнению с режимом инкубации в 1941 и особенно в 1939 г. Если в 1939 г. вывод из 13 ненасиженных яиц, одновременно заложенных в инкубатор, продолжался 6 дней, то в 1940 г. в одном инкубаторе, где было заложено 57 ненасиженных яиц, вывод продолжался 53 часа, а в другом, где было 18 ненасиженных яиц,— всего 15 час.; в 1941 г. вывод 41 гагачонка продолжался 46 час.

Период насиживания гаги Баренцова моря, по данным В. С. Успенского (1946), проводившего наблюдения над образом жизни гаги в заповеднике «Семь Островов», равен 24—27 дням. По данным же других авторов (Формозов, 1930; J. Phillips, 1926), длительность насиживания гаги в различных местообитаниях равна в среднем 28 дням. В 1940 г., когда был получен максимальный процент вывода гагачат, период инкубации гагачьих яиц продолжался в среднем 25 дней, а в опытах 1939 г., когда общий обогрев яиц был ниже, в среднем 27 дней (от 24 до 29 дней для отдельных яиц). Итак, снижение температуры в 1939 г., по сравнению с оптимальной, привело к замедлению развития гагачьих эмбрионов. Наши данные позволяют предположить, что в холодные весны или в более северных зонах распространения гаги происходит удлинение срока насиживания до 27—28 дней. Длительность искусственной инкубации яиц беломорской гаги в 1941 г. в среднем была равна 26 дням 15 час. (от 25 дней 18,5 час. до 27 дней 20,5 час.).

Средняя длительность вылупления гагачонка в инкубаторах — 26—27 час., минимальная — 6 час. Максимальная длительность вылупления одного гагачонка в 1940 г.— 47,5 час., в 1939 г.— 51,5 час., а в 1941 г.— 50,5 час. Длительность вылупления нормальных гагачат больше, чем гагачат с плохо втянутой пуповиной. Следовательно, вылупление не должно протекать слишком быстро, чтобы гагачонок успел своевременно (в яйце) втянуть пуповину. Длительность вылупления в естественных условиях также сильно варьирует даже в одном гнезде.

Характеристика вылупившихся гагачат по весу и внешнему виду играет большую роль в определении оптимальности режима инкубации. Вылупившиеся в 1939 г. гагачата были хорошо распушены, ноги у них были слабые и широко расставленные; ходили они рывками, часто падая на грудь. И. Я. Прицкер и Н. П. Третьяков описывают подобным образом вид «холодных цыплят», развитие которых протекало в инкубаторах с недостаточно высокой температурой. В 1941 г. гагачата имели значительно меньше признаков «холодных цыплят». Гагачата, выведенные в 1940 г.,— здоровые, бодрые. В их внешнем виде не было обнаружено никаких признаков птенцов, развивавшихся при неблагоприятных условиях инкубации. Принято считать нормальным вес цыпленка, равный 67—69% первоначального веса яйца. В наших опытах, несмотря на большое варьирование усушки в разных инкубаторах и в разные годы, средний вес

гагачонка в процентах к первоначальному весу яйца в 1940 и 1941 г. был удивительно постоянен — 67,5—68,0%.

Наличие значительного количества цыплят с плохо втянутой пуповиной считается И. Я. Прицкером (1940) и И. Я. Прицкером и Н. П. Третьяковым (1937) признаком повышенной, по сравнению с нормальной, температуры инкубации. Однако у нас в 1940 г. было 29% гагачат с неполностью втянутой пуповиной, а в 1941 г., когда температурный режим инкубации был ниже оптимального,— 47%. Вообще же та степень втянутости пуповины у гагачат, какую мы наблюдали, вряд ли является особенно неблагоприятной, так как через 1—2 часа после вылупления пуповина полностью втягивалась. В естественных условиях мы часто находили в гнезде только что вылупившихся, еще влажных, гагачат с невтянутой пуповиной.

После вылупления птенца остается скорлупка, внутренняя поверхность которой покрыта атрофировавшимся аллантоисом. Иногда атрофия бывает неполной, и та или иная часть кровеносных сосудов остается наполненной кровью. Птенец, лишившийся при этом части крови, будет в той или иной мере ослабленным. В опытах 1939 г. аллантоис, покрывавший внутреннюю поверхность скорлупок после выхода из них гагачат у девяти яиц был окрашен в светлый, почти белый цвет, у 24 яиц — в светлокоричневый цвет и имел небольшие кровоизлияния, у девяти яиц — в темнокоричневый цвет и имел кровоизлияния больших размеров. Преобладание скорлупок со светлокоричневой окраской аллантоиса, по данным И. Я. Прицкера и Н. П. Третьякова (1937), вызывается низкой инкубационной температурой и подтверждает факт недостаточного обогрева яиц при инкубации в 1939 г. В 1940 г. из 170 скорлупок только две были светлокоричневыми и две темнокоричневыми, а 166 были совсем светлыми.

Как мы видим, данные по биологическому контролю инкубации гагачьих яиц показывают большую корреляцию между высоким процентом вывода и нормальным сроком инкубации около 25 дней, минимальной продолжительностью вывода около суток, длительностью вылупления около 26 час., хорошим состоянием гагачат после вывода, светлым цветом аллантоиса, выстилающего внутреннюю сторону скорлупы после выхода из нее гагачат, и усушкой яиц в пределах нормы.

Выводы

1. При изъятии яиц первой кладки гага обыкновенная (Somateria mollissima L.) снова откладывает яйца в количестве, примерно равной первой кладке. Сбор яиц гаги для инкубации необходимо проводить тогда, когда большинство гаг в данной местности начало кладку.

2. Срок хранения собранных насиженных гагою яиц до закладки их в инкубатор должен быть сокращен до минимума, а для ненасиженных яиц не должен превышать 5 дней.

3. Термоэлектрическим методом выяснены основные условия температурного режима в гнезде гаги: разница между температурой на верхнем ($37,3 \pm 0,8°$) и нижнем уровне яиц ($34,3 \pm 0,8°$) около 3,0°; в гнезде отмечены значительные и частые колебания температуры, сопровождающиеся токами теплого и холодного воздуха.

4. Инкубация, проведенная в 1939 г. в заповеднике «Семь Островов» на Баренцовом море, дала 53,2% вывода гагачат. Благодаря применению специального ящика для перевозки яиц, а также установлению оптимального режима инкубации вследствие проведения биологического контроля результатов инкубации 1939 г. в 1940 г. из всех яиц было выведено 95% гагачат, а из ненасиженных яиц — 97,3%. В 1941 г. инкубация гагачьих яиц проводилась в Кандалакшском заповеднике на Белом море и дала 77,1% выведенных гагачат (в связи с неизученностью темпера-

турного режима гнезда в новом месте гнездования и худшими условиями инкубации).

5. Длительность развития эмбриона гаги при искусственной инкубации при нормальной температуре — 25 дней, а при пониженной — в среднем 27 дней (от 24 до 29 дней для отдельных яиц).

6. Биологическим контролем инкубации яиц гаги установлено, что высокий процент вывода гагачат коррелирует с нормальным сроком инкубации — около 25 дней, с минимальной продолжительностью вывода — около суток, с длительностью вылупления одного гагачонка в среднем около 26 час., с хорошим состоянием гагачат после вывода, со светлым цветом аллантоиса внутри скорлупок после выхода из них гагачат, с усушкой яиц за 20 дней инкубации от 8,6 до 11,0%.

7. При инкубации гагачьих яиц необходимо поддерживать следующий режим: а) температура в помещении должна быть равна 20—24°; б) температура в инкубаторе на верхнем уровне яиц должна колебаться от 36 до 39,5°, при среднесуточной температуре 38,0—38,5° с 1-го по 22-й день инкубации, а в течение двух последних дней (23-го и 24-го) должна быть снижена до 37,5°; температура на нижнем уровне, повышающаяся под влиянием тепла, выделяемого развивающимися эмбрионами, должна быть равна 33—34° в начале и 35—36° в конце инкубации; для получения высокого процента вывода необходимы частые, не реже одного раза в 1—2 часа, колебания температуры, которые достигаются открытием дверцы инкубатора на 0,5—1 мин.; в) влажность в помещении необходимо держать на уровне 65—75%, влажность в инкубаторе до 5-го дня инкубации — на уровне 60%—65%, с 5-го по 15-й день — на уровне 55% и даже 50%, а к концу инкубации повышать до 60—70%; г) необходимо поворачивать яйца 10—12 раз в сутки.

8. Выведенных в инкубаторе гагачат можно подсаживать гагам, а также воспитывать искусственно.

Литература

Вильнер А. М., 1935. Температурные колебания как термический раздражитель при инкубации, Сов. птицеводство, № 3.

Некрасов М., 1925. Опыт одомашивания гаги в Соловецком биосаде, Живая природа, № 23.

Никитин В. П., 1923. Вывод цыплят под наседкой и в инкубаторе, Пг.

Отрыганьев Г. К., 1938. Патолого-анатомический контроль в инкубации, М.

Прицкер И. Я., 1935. К вопросу о биологическом контроле инкубационного производства, Сов. птицеводство, № 7 и 11.— 1940. Влияние режима инкубирования на качество суточных цыплят, Сов. птицеводство, № 11—12.

Прицкер И. Я. и Третьяков Н. П., 1937. Инкубаторы и их эксплуатация, Сельхозгиз.

Рольник В. В., 1939. Температурный режим естественной инкубации у нанду. Вопросы экол. и биоценол., № 5—6.— 1941. Инкубация яиц гаги (тез. докл.), Экол. конференция в Киеве, ч. II.—1943. Instructions for the incubation of Eider duck eggs, J. of Wildlife Management, vol. 7, No. 2.

Третьяков Н. П., 1937. Естественная и искусственная инкубация, Проблемы животноводства, № 1.

Успенский В. С., 1946. Гага и гагачье хозяйство, М.

Фердинандов В. В., 1931. Рабочая книга по птицеводству и птицепромышленности.

Формозов А. Н., 1930. Гага и промысел гагачьего пуха, М.

Edwards Ch. L., 1902. The physiological zero and the index development for the egg of the domestic fowl — Gallus domesticus, The Am. J. of Physiol., vol. VI.

Evans W., 1891. On the periods occupied by birds in the incubation of their eggs, Ibis, ser. 6, vol. 3.

Gross A., 1938. Eider ducks of Kent's Island, The Auk, vol. 55, No. 3.

Phillips J., 1926. A natural history of the ducks, London.

Stiles K. A. a. Watterson K. L., 1937. The effects of jarring upon the embryogeny of chick embryos, Anat. rec. Philadelphia, 70.

ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

ТОМ XXXIV 1955 ВЫП. 4

МАТЕРИАЛЫ К ОРНИТОЛОГИЧЕСКОЙ ФАУНЕ БАДХЫЗА (ЮГО-ВОСТОЧНАЯ ТУРКМЕНИЯ)

К. А. ВОРОБЬЕВ

Научно-исследовательская биологическая станция «Борок» АН СССР

В данной статье я излагаю некоторые результаты своих работ по изу чению фауны Бадхыза, дополняющие наши сведения о птицах этого ин тересного и весьма своеобразного района [1].

Streptopelia decaocto Friv. Эта горлица впервые была найдена в тугаях по р. Кушке близ поселка Моргуновского В. Г. Гепт нером (1951) в 1942 г. Весной 1952 г. я также наблюдал кольчатых гор лиц в данном районе. В 1950 г. две птицы этого вида были добыты в гне здовой период Н. А. Лымарем в Серахсе на Теджене. Экземпляры хра нятся в коллекции Бадхызского государственного заповедника.

Анализируя детали распространения данного вида и изучая историк орнитологических исследований края, можно утверждать, что проникно вение кольчатой горлицы в район Кушки произошло только в последни годы и что в настоящее время ее ареал здесь продолжает расширяться это подтверждается фактом добычи кольчатых горлиц в Серахсе, где д 1950 г. они еще не были отмечены.

Gallinula chloropus L. Единственный пролетный экземпля (самец с хорошо развитыми семенниками) камышницы был мною добы 1 мая 1952 г. в тугаях по р. Кушке близ поселка Моргуновского.

Aegypius monachus L. Бурый гриф принадлежит к обыкновен ным гнездящимся птицам горного Бадхыза. Весной 1952 г. в район Акар-чешме найдено на деревьях фисташки, на высоте от 2 до 3 м о земли, четыре гнезда бурого грифа. В гнезде, найденном 5 мая, оказалс один маленький птенец в беловатом пуху. 6 мая нами обнаружено тр гнезда бурого грифа, в которых было по одному яйцу. Насиживающа птица вела себя очень осторожно и немедленно слетала с гнезда пр приближении человека. В стенках гнезда почти всегда гнездятся Passe domesticus bactrianus.

Buteo rufinus Cretzschm. 31 мая 1939 г. в районе Кушк среди холмов, поросших фисташкой, на дереве фисташки, в 3 м от зем ли, найдено гнездо курганника. В нем было три птенца, у которых сред пухового наряда кое-где уже пробивались перья. В гнезде я обнаружи слепушонку (Ellobius fuscocapillus) и степную агаму (Agama sanguin lenta). Во время обследования гнезда сарычи летали над холмами и кр чали.

Circaëtus ferox Gm. не представляет большой редкости в го ной части Бадхыза. 31 мая 1939 г. в горах по афганской границе в райо не Кушки мною было найдено гнездо орла-змееяда. Оно помещалось н боковых ветках фисташкового дерева, на высоте 2 м от земли. В гнезд

[1] Большую помощь в деле изучения фауны Бадхыза мне оказали директор Бадхы ского государственного заповедника А. Н. Сухинин и препаратор Н. А. Лымарь, сопр вождавшие меня в наиболее ответственном маршруте — на хребет Гяз-Гедык.

оказался один маленький птенец (2—3-дневного возраста) в белом пуху. На дистальном конце надклювья у него еще сохранялся хорошо развитый «яйцевой зуб» белого цвета (см. рисунок). В гнезде лежали небольшая змея (Contia) и сцинк (Eumeces schneideri). В стенках гнезда гнездились Passer domesticus bactrianus. Взрослые змееяды были очень осторожны и летали на большой высоте.

Petronia brachydactyla Bonaparte. Мои исследования в Быдхызе весной 1952 г. показали, что P. brachydactyla является здесь обыкновенной гнездящейся птицей. Я встречал ее по р. Кушке близ поселка Моргуновского, а также по хребту Гяз-Гедык и на прилегающей к нему равнине.

Птенец змееяда, Бадхыз 31 мая 1939 г.

По р. Кушке эта птица населяет склоны холмов с незначительными линистыми и каменистыми обнажениями. В первых числах мая здесь было слышно интенсивное пение самцов, сидевших на вершинке травянитого кустика, или на камне, или, наконец, прямо на земле. Пение этого вида чрезвычайно своеобразно: оно состоит из протяжного посвиста, переходящего в трещание, напоминающее трещание крупных прямокрылых насекомых. Самцы, добытые 1 мая, имели сильно развитые семенники; самки, добытой 3 мая, в яйцеводе был обнаружен большой желток, а яичник содержал еще один крупный фолликул. Можно предполагать, что кладка яиц у данного вида происходит здесь во второй половине апреля.

Весьма обыкновенны оказались P. brachydactyla на хребте Гяз-Гедык по его отрогам (Акар-чешме, Беюк-Абай-чешме). Здесь они держались о склонах пустынных ущелий, поросшим травой и кустиками фисташки. Характерная песенка самцов раздавалась даже в самые знойные часы дня. Орнитологический комплекс данного биотопа составляли в основном следующие виды: Hippolais languida, Rodospiza obsoleta и Erythrogygia galactotes familiaris. Особенно неожиданно было для меня нахождение P. brachydactyla в гнездовой период в условиях равнинного ландшафта. Здесь на широкой открытой равнине (колодец Адам-елен), поросшей высокотравием, у предгорий хребта Гяз-Гедык мы застали 8 мая интенсивно поющих самцов; птицы сидели при этом на вершинах трав и были здесь довольно обыкновенны.

Lanius vittatus Valenc. Впервые индийские жуланы были добыты в Советском Союзе С. Я. Тишкиным в апреле 1936 г. у Акар-чешме, в западной части Бадхыза. Впоследствии один экземпляр этого вида был добыт у Кушки (11 апреля 1937 г.) и несколько птиц добыто на хребте Гяз-Гедык.

На хребте Гяз-Гедык индийские жуланы не представляют редкости. Они населяют здесь склоны гор и ущелий, поросшие фисташковыми деревьями. Интересно отметить крайнюю спорадичность распространения здесь данного вида. Весной 1952 г., несмотря на самые тщательные поиски, мы не обнаружили индийских жуланов в Акар-чешме, и только в районе родника Беюк-Абай-чешме на склонах хребта Гяз-Гедык они оказались довольно обыкновенны: найдено три гнезда и добыто шесть птиц этого вида. В конце первой декады мая кладка яиц у индийских жу-

ланов была закончена, и птицы сидели на гнездах. Гнезда L. vittatus представляют собой маленькую компактную постройку, чем резко отличаются от гнезд других наших сорокопутов, например L. collurio или L. phoenicuroides.

Привожу краткое описание найденных мною гнезд L. vittatus.

1. 9 мая 1952 г. Небольшое ущелье, поросшее отдельно стоящими фисташками. Гнездо на фисташковом дереве, на высоте 2 м от земли, помещалось в развилке трех суков. Сравнительно маленькое гнездо сделано из сухой растительной ветоши и сухих стебельков; лоточек выложен тончайшими сухими стебельками и небольшим количеством перьев. Размер гнезда — 101 × 102 мм, лоточка — 52 × 63 мм; глубина лоточка — 35 мм. В гнезде было четыре слабо насиженных яйца. Окраска яиц — типичная для сорокопутов: по беловатому фону разбросаны более глубокие лиловые и рыжевато-бурые поверхностные пятна, крапинки и точки, гуще сконцентрированные на тупом конце яйца. Размер яиц — 16,2 × 21,9; 16,0 × 22,0; 16,0 × 22,2 и 16,1 × 22,1 мм. Слетевшая с гнезда самка была добыта; она имела большое наседное пятно. Яичник не содержал крупных фолликулов. Здесь же держался самец.

В этом ущелье, кроме L. vittatus, гнездились еще L. minor, Sylvia hortensis crassirostris и Oenanthe lugubris picata.

2. 10 мая 1952 г. На склоне горы, поросшей фисташковыми деревьями, на густой фисташке, на высоте 130 см, было сделано гнездо в развилке толстого сука близ ствола. Из трех найденных мною гнезд L. vittatus данное гнездо было самым маленьким и компактным. По цвету строительного материала гнездо очень подходит к древесному стволу и, следовательно, хорошо сливается с окружающей обстановкой. Размер гнезда — 83 × 95 мм, лоточка — 56 × 58 мм; глубина лоточка — 31 мм. В гнезде было четыре слабо насиженных яйца. Размер яиц — 16,6 × 20,5; 16,5 × 20,7; 16,3 × 20,8; 16,8 × 20,8 мм. Слетевшая с гнезда самка была добыта; птица имела большое наседное пятно. Яичник находился в состоянии покоя.

Орнитологический комплекс данного биотопа составляли Rhodospiza obsoleta, Sylvia hortensis crassirostris и Emberiza bruniceps.

3. 10 мая 1952 г. Гнездо находилось несколько выше по склону горы, в 60 м от второго гнезда. Оно было сделано на большом дереве фисташки с густой листвой, на высоте 230 см, и помещалось на горизонтальном суку, между тремя отходившими от него ветвями. Размер гнезда — 95 × 109 мм, лоточка — 54 × 65 мм; глубина лоточка — 30 мм. В гнезде было четыре совершенно еще не насиженных яйца. Размер яиц — 15,8 × 21,8; 16,1 × 22,5; 16,3 × 22,6 и 16,5 × 22,8 мм.

На основании вышеизложенных наблюдений можно предполагать, что постройка гнезд у L. vittatus начинается здесь 25—26 апреля, а начало кладки яиц приходится на первые числа мая (3—5 мая).

Предостерегающий крик этого сорокопута можно передать как довольно громкое «чи-чир, чи-чир, чи-чир».

Hippolais languida Hempr. et Ehrenb. Весной 1952 г. этот вид был найден на гнездовье в западной части Бадхыза — на склонах хребта Гяз-Гедык и в Акар-чешме. Парочку H. languida мы наблюдали 6 мая в небольшом пустынном ущелье, поросшем кое-где кустиками фисташки. Интенсивно певшего самца мне удалось добыть; семенники его были сильно развитыми.

Нахождение на гнездовье этого вида в Бадхызе в условиях горного ландшафта стоит в противоречии с наблюдениями Н. А. Зарудного (1896), который писал: «В Закаспийском крае эта птица живет только на низких равнинах и никогда в летнее время не попадается в горах».

Saxicola caprata L. принадлежит к обыкновенным гнездящимся птицам долины Мургаба, Теджена и Кушки. Весной 1952 г. удалось собрать некоторый материал по биологии размножения этого интересного чеканчика. Шесть гнезд, найденных в пойме р. Кушки близ поселка Моргуновского, находились среди зарослей тамариска или в рощах ранолистного тополя.

Все гнезда по своему расположению и строительному материалу были весьма однотипны, помещаясь в небольших углублениях отвесных земляных обрывов. Гнезда черного чеканчика были сделаны из сухой растительной ветоши, тонких сухих корешков и сухих стебельков; гнездовой лоточек выложен шерстью и волосом. Полная кладка содержит пять яиц. Окраска их: по зеленоватому фону разбросаны ржавчатые пятна и крапинки, гуще сконцентрированные на тупом конце яйца и образующие здесь иногда венок. Размер яиц: I. 14,2 × 17,3; 14,5 × 17,3; 14,6 × 17,7; 14,8 × 18,0; 14,9 × 17,7 мм. II. 13,7 × 17,2; 13,7 × 17,5; 13,9 × 17,4; 14,0 × 18,0; 14,0 × 18,1 мм. III. 14,3 × 17,1; 14,5 × 17,3; 14,7 × 17,4; 14,7 × 18,1; 14,9 × 17,7 мм.

Кладка яиц начинается здесь в последних числах апреля. 1 и 2 мая приходилось находить гнезда с полными, но еще совершенно не насиженными кладками. 2 мая я нашел также и совершенно готовое, но еще пустое гнездо черного чеканчика, около которого держались обе птички. На гнездах я всегда наблюдал только самок. В гнезде, найденном 15 мая, оказались маленькие, еще слепые птенцы.

В 1939 г. я встретил здесь лётных молодых уже 26 мая. В конце этого месяца пение самцов, несмотря на сильный зной, было слышно еще в течение всего дня.

Литература

Воробьев К. А., 1944. Индо-гималайский элемент в орнитологической фауне Русского Туркестана, ДАН СССР, т. XLV, № 9.

Гептнер В. Г., 1951. К распространению кольчатой горлицы в Туркмении, Сб. тр. Зоол. музея МГУ, т. VII.

Зарудный Н. А., 1896. Орнитологическая фауна Закаспийского края. Материалы к познанию фауны и флоры Росс. Имп., вып. II, изд. Моск. об-ва испыт. природы.

ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

ТОМ XXXIV 1955 ВЫП. 4

ОТНОСИТЕЛЬНЫЙ УЧЕТ ЧИСЛЕННОСТИ ГРЫЗУНОВ В ГОРОДСКИХ УСЛОВИЯХ

С. В. ВИШНЯКОВ, Н. М. ДУКЕЛЬСКАЯ, В. В. ИВАНОВА

Московская наблюдательная станция, Центральный научно-исследовательский дезинфекционный институт Министерства здравоохранения СССР и Опытно-практическая лаборатория Главхолода

Вопросы учета численности грызунов в городских условиях, несмотря на их большой практический и научный интерес, представляют собой наименее разработанный раздел дератизации. Это объясняется тем, что при исследованиях в этой области возникают большие затруднения в связи со скрытным образом жизни серых крыс и домовых мышей и разнообразием характера мест их обитания, тесно связанных с поселениями человека.

Приступая к разработке методики учета численности грызунов в городских условиях, мы прежде всего уточнили те практические задачи, которые должны быть разрешены в результате проведения учетных работ, что и определило направление наших исследований. В городских условиях учет численности грызунов необходим главным образом для определения эффективности дератизационных работ, а также для установления состояния численности грызунов в связи с той эпидемиологической опасностью, которую они могут представлять.

Учетные работы должны представлять собой один из разделов дератизации и проводиться работниками дезинфекционной службы попутно с истребительными и профилактическими мероприятиями, не отвлекая на длительное время штат дезинфекторов и дезинструкторов от их текущей работы.

В городских условиях учетные работы организуются с чисто практическими целями, поэтому одновременно с определением состояния численности грызунов следует учитывать условия, обеспечивающие возможность заселения ими тех или иных объектов, что обусловливается главным образом санитарным состоянием построек и условиями их доступности для грызунов.

Метод абсолютного учета грызунов в городах и других населенных пунктах не может иметь применения на практике, так как подсчет всех грызунов, обитающих в том или ином строении, возможен только в результате их полного вылова, притом в короткий промежуток времени, поскольку популяции серых крыс и домовых мышей могут достаточно быстро изменяться количественно благодаря гибели или приросту населения, обусловленным размножением или передвижением грызунов. Полный вылов грызунов характеризует ту численность, которая имелась в данном здании до начала вылова, так как предполагается, что после проведения учетных работ все грызуны истреблены и объект полностью освобожден от них. Поскольку исходная численность грызунов на отдельных объектах различна — в зависимости от тех или иных условий обитания, данные абсолютного учета в пределах одного строения действительны только по отношению к нему и не могут быть использованы

для определения состояния численности грызунов на других, даже смежных, объектах.

Поэтому для разрешения тех практических задач, которые были указаны выше, наиболее целесообразно использовать относительные показатели, которыми можно характеризовать численность популяции грызунов не только на отдельных объектах, но и в пределах какого-нибудь участка, района или города в целом. Сбор учетных данных при относительном учете численности грызунов необходимо проводить, придерживаясь единой методики, что обеспечит получение сравнимых показателей.

По литературным данным, как отечественным, так и зарубежным, известно несколько методов относительного учета численности грызунов в городских условиях, а именно: метод ловушко-суток, определение численности грызунов по количеству пищи, съеденной ими за определенный отрезок времени, по количеству заслеженных ими пылевых площадок, по количеству трупов, собранных после истребления грызунов, балльная система оценки численности и, наконец, визуальный подсчет грызунов, пробегающих по помещению за определенный промежуток времени.

В практике дератизационных работ ни один из перечисленных методов не получил применения в связи с трудоемкостью и сложностью учетных работ. Обычно суждения о состоянии численности грызунов основываются только на опросных данных, которые отличаются большой неточностью.

Одним из относительных показателей численности грызунов в пределах города является соотношение размеров свободной и заселенной ими площади, так как между этими величинами существует тесная зависимость: чем большее количество строений свободно от грызунов, тем ниже численность, и, наоборот, при высокой численности они широко расселяются по городу, и размеры свободной от них площади соответственно сокращаются. Этими же показателями характеризуется и эффективность дератизационных работ, так как увеличение свободной от грызунов площади свидетельствует о положительных результатах дератизации; эти показатели используются практическими организациями. Нередко недостаточно точное определение отсутствия грызунов приводит к завышению данных о наличии площади, свободной от них.

Длительность сроков сохранения свободной от грызунов площади зависит от ряда факторов, а именно: от состояния численности грызунов на прилежащих объектах, обеспеченности их кормами и водопоем, наличия удобных путей передвижения — например, использования для этих целей подземных сооружений,— а также от сезонных переселений. Большое значение в смысле усиления миграционной активности грызунов имеют нарушение условий их обитания в результате сноса зданий, ликвидация пищевых точек, проведение санитарных мероприятий, которые влекут за собой уничтожение надежных убежищ грызунов и сокращают их кормовую базу. Поэтому при регистрации свободной от грызунов площади не отпадает необходимость систематического наблюдения за ее состоянием.

При определении свободной от грызунов площади большое значение имеет также детальное обследование объектов, в том числе и подземных сооружений, целью которого в первую очередь является определение мест выплода грызунов, откуда они в поисках пищи забегают в ряд помещений. Без такого подхода к определению заселенности грызунами того или иного здания можно придти к ошибочным выводам, так как места кормежек могут изменяться в зависимости от того, где корм более доступен.

Пользуясь простейшей методикой оценки состояния численности грызунов по размерам свободной от них площади, необходимо устанавливать две категории объектов: освобожденные или свободные от них и заселенные ими, независимо от численности грызунов.

1. Помещение свободно от грызунов. При обследовании помещений отмечают отсутствие входных отверстий. Если они имеются, то после контрольной заделки бумагой они остаются невскрытыми в течение 2—3 суток. Во время 3-суточных контрольных выловов грызуны не попадаются в ловушки. Пылевые площадки вдоль стен или около входных отверстий в стенах и в полу остаются незаслеженными. Экскременты грызунов отсутствуют. Нет повреждений пищевых продуктов, тары или предметов домашего обихода. Разложенные в виде подкормки кусочки хлеба или сухари остаются нетронутыми. По опросным данным, грызуны отсутствуют.

2. Объект заселен грызунами. После контрольной заделки отверстий бумагой часть из них или все через 2—3 дня оказываются открытыми. При наличии больших отверстий или проломов в стенах или в полу, которые нельзя заделать бумагой, пол около них опыливают тальком, мелом, гипсом и т. д., и присутствие грызунов устанавливают по следам, так же как и на пылевых площадках, заложенных вдоль стен, где обычно грызуны передвигаются. Следы грызунов можно видеть в помещениях с земляными полами, а также в складских помещениях на пыли и на просыпях муки. Во время 3-суточных контрольных выловов грызуны попадаются в ловушки. При обследовании помещений отмечают наличие экскрементов, а также повреждения продуктов питания, тары и различных предметов. Разложенные в качестве подкормки кусочки хлеба или сухари съедены грызунами, или на них заметны следы зубов. В обследуемых помещениях можно видеть серых крыс или домовых мышей во время кормежки или при передвижениях по заселенному ими помещению (табл. 1 и 2). Наличие грызунов подтверждается также опросными сведениями.

Таблица 1

Результаты обследования заселенности серыми крысами мусороприемников в жилом доме

№ камер	Наличие признаков заселения					Результаты обследования
	Наблюдения за крысами на кормежке	Вскрыты норы после заделки	Свежие экскременты	Кормовые столики	Следы на пылевых площадках	
Е—1	—	+	+	—	+	+
Д—1	+	+	+	—	+	+
Д—2	+	+	—	+	—	+
В—3	+	+	+	—	—	+
В—5	—	+	+	—	—	+
Б—4	—	+	—	—	—	+
Б—6	—	+	—	—	—	+
Б—7	—	+	+	—	—	+
Б—8	—	Норы не обнаружены	+	+	—	+

Сбор первичных материалов на отдельных объектах в пределах города производится дезинфектором под контролем инструктора попутно с проведением истребительных работ. Суммируя эти данные, можно составить представление о состоянии численности грызунов не только по отдельным объектам, но и по районам и по городу в целом. При этом следует подчеркнуть, что по какому-нибудь одному показателю нельзя делать вывод о наличии свободной от грызунов площади. Эти сведения должны подтверждаться не менее чем тремя основными показателями — отсутствием жилых нор, отсутствием вылова грызунов и отсутствием повреждений или свежих экскрементов.

Таблица 2

Эффективность дератизации на объектах, заселенных домовыми мышами

Характер объекта	Колич. нор при обследовании	Колич. нор. открытых после затравки	Колич. нор. открытых после 2 обработок (через 2 недели)	Наличие экскрементов	Подкормка взята или на ней есть следы зубов	Результаты обследования
Жилая квартира	5	1	—	—	—	—
Лабораторное помещение	4	—	—	—	—	—
Жилая квартира	5	3	2	+	+	+
Загородный деревянный дом	—	—	—	—	—	—
„ „	—	—	—	+	—	+
Хлебная палатка	2	—	1	+	+	+

Контрольный вылов без дополнительных показателей на той площади, которая считается свободной от грызунов, не всегда позволяет получить данные, отражающие действительную картину, так как грызуны иногда не попадаются в ловушки на объектах, где они заведомо обитают.

Для более полной характеристики заселенности грызунами как отдельных объектов, так и группы их, района или города в целом необходимы дополнительные, более дифференцированные показатели. Их можно получать, используя для учетных работ метод ловушко-суток, который по сравнению с другими методами относительного учета численности грызунов в городских условиях имеет те преимущества, что использование его в практике дератизации несложно, есть возможность совмещать учетные работы с истребительными, и проведение контрольных выловов не нарушает установленный распорядок в обследуемых помещениях.

Опытные работы [1], проведенные в больших масштабах, показали, что не только домовые мыши, но и серые крысы достаточно хорошо ловятся в давилки больших размеров и при соблюдении единообразных условий вылова можно получать сравнимые результаты. При использовании метода ловушко-суток показателем численности грызунов является процент их попадания на 100 ловушко-суток или количество грызунов, выловленных на 1000 м² обследованной площади. Для уточнения методики учета численности грызунов в городских условиях по материалам их вылова мы провели ряд опытных работ, которые были сконцентрированы на крупных пищевых объектах площадью около 450 000 м², а также и в жилых домах общей площадью в 38 000 м².

Кроме опытов, поставленных для разрешения отдельных вопросов методики учета численности грызунов, на некоторых объектах в течение года проводился систематический вылов грызунов, который за 12 месяцев составил 247 500 ловушко-суток. Основываясь на этих обширных материалах, мы сделали попытку охарактеризовать состояние численности грызунов по отдельным объектам. Эти данные представлены на рис. 1, который показывает, что численность грызунов на отдельных объектах различна в зависимости от типа построек, характера их использования и санитарного состояния. Каждый объект имеет свою специфику в смысле соотношения заселенности крысами и домовыми мышами.

[1] Кроме авторов, в опытных работах участвовали Н. И. Дементьев, В. Б. Сильверстов, а также коллективы сотрудников отдела профдезинфекции Рижской гордезстанции (зав. И. И. Земит), Подольского отделения профдезинфекции Обл. СЭС (зав. А. Я. Сумцова) и Ногинского отделения профдезинфекции Обл. СЭС (зав. Ф. Ф. Сидоров).

Приведенные данные собраны в результате работы одной бригад с однотипной нормой выработки и одинаковым оснащением орудиям лова на одного дезинфектора. Поэтому мы считаем, что материал систематического вылова грызунов дают относительные показатели и численности, и цифры, характеризующие заселенность отдельных объ ектов, сравнимы друг с другом.

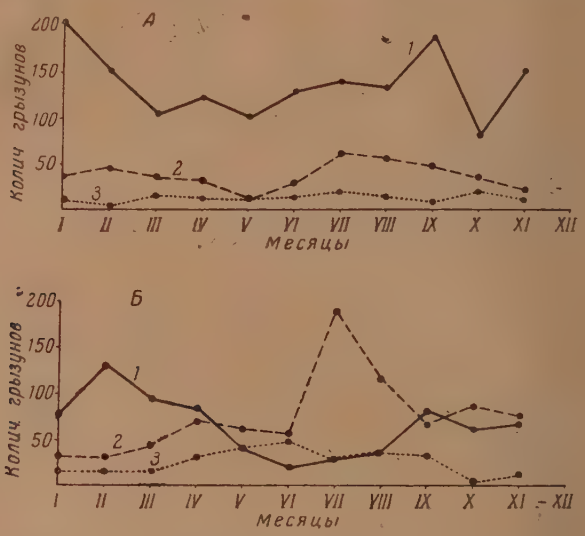


Рис. 1. Результаты вылова серых крыс (*А*) и домовых мышей (*Б*) за 1953 г.

1— колбасный завод, *2*—холодильник, *3*—заводы первичной переработки и спецфабрикатов

Перечисленные в табл. 3 четыре объекта сосредоточены в одно здании, и различная их заселенность грызунами объясняется следующим образом. Наилучшие кормовые условия и легкий доступ к кормам, кото рые определяются способом произ водства на этом предприятии, в соче тании с наличием хорошо защищен ных мест гнездования, главным об разом в засыпных перегородка здания, создают оптимальные усло вия существования для серых кры на первых трех объектах. Наоборот на заводе спецфабрикатов санитар ное состояние производственных по мещений находится на значительн более высоком уровне, обеспечен в большей мере условия непрони цаемости, и доступ крыс к кормам п характеру производства более за труднен. Поэтому этот объект п сравнению с колбасным заводом значительно меньшей степени засе лен грызунами.

Таблица 3

Заселенность пищевого объекта серыми крысами и домовыми мышами

(По данным вылова за 1953 г.)

Название объекта	% попадания на 100 ловушко-суток	
	серых крыс	домовых мышей
Колбасный завод . . .	2,0	0,7
Холодильник	0,8	2,1
Завод первичной переработки	0,5	1,6
Завод спецфабрикатов	0,3	1,0

Данные систематического вылов грызунов позволяют наметить и распредение их по отдельному объекту На колбасном заводе около 63% крыс выловлено в девяти точках, тогд как ловушки систематически ставились по всему зданию в 60 точках, чт

Таблица 4

Характеристика заселенности колбасного завода серыми крысами

(По данным вылова за 1953 г.)

Этаж	Место обследования	Характеристика условий обитания	Выловлено	
			крыс	мышей
Подвал	Цех свинопосолки	Имеются большие разрушения в стенах и по ходу труб. Местами сложено ненужное оборудование (трубы, ящики и пр.)	124	43
-й этаж	Контрольный цех	То же	110	12
-й „	Пельменный и консервный цеха	Имеются бездействующие установки	347	44
-й „	Ливерно-паштетный цех	Имеются печи со складом опилок	179	5
-й „	Спуск и подъем бочек	Сообщение по всему зданию . . .	59	1
-й „	Бункерное отделение	„ „ „ „	47	5
5 и 6-й этажи	Крыша	Засыпка землей	52	1

за год составило 81 000 ловушко-суток. Никаких закономерностей в вертикальном распределении грызунов по этажам отметить не удалось.

Преимущественно заселенными оказались те участки колбасного завода, где крысы находят наиболее надежные убежища, тогда как повсеместно благоприятные кормовые условия не влияют на размещение грызунов (табл. 4).

Распределение домовых мышей по этому объекту также имеет свою специфику. Мыши предпочитают сухие помещения и избегают производственных цехов, где проводится постоянная влажная уборка. Поэтому около 49% общего количества добытых за 12 месяцев мышей поймано в подсобных помещениях, расположенных в подвале (91 экз.), в экспедициях на втором и третьем этажах (99 экз.) и в картонажной мастерской (45 экз.).

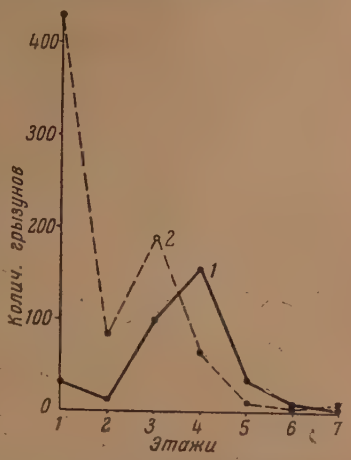


Рис. 2. Вылов грызунов на холодильнике за 1953 г.

1—серые крысы, 2—домовые мыши

Данные вылова грызунов (33 000 ловушко-суток) на холодильнике за 1953 г. показали, что домовых мышей здесь добыто больше, чем серых крыс. Это объясняется тем, что домовые мыши постоянно обитают в камерах холодильника, тогда как крысы забегают туда только кормиться из непосредственно прилегающих к холодильнику производственных цехов. Поэтому вылов крыс наиболее высок в тех камерах, где имеются значительные разрушения в стенах и по ходу труб. Как видно из рис. 2, заселенность грызунами отдельных этажей холодильника различна. Домовые мыши в наибольшем количестве встречаются в первом этаже, где камеры загружены затаренными или брикетированными мясными продуктами; поселяясь в них, мыши имеют наиболее благоприятные защитные и кормовые условия. Значительно заселен ими и третий этаж, где камеры имеют большие разрушения в засыпных стенах и потолке. Наиболее высокий вылов серых крыс отмечен на четвертом этаже, где рас-

положены теплые камеры и, кроме того, имеется большое количество разрушений по ходу труб. На седьмом этаже вылавливаются единичные экземпляры грызунов — это можно объяснить тем, что здесь расположены подсобные помещения и нет пищевых продуктов.

Если проследить за выловом грызунов по отдельным объектам в течение года, то в некоторые периоды можно отметить резкое возрастание количества добытых грызунов, что обычно совпадает с проведением каких-нибудь санитарных мероприятий, когда из-за уничтожения убежищ увеличивается подвижность грызунов. Например, при вскрытии глухой лестницы в помещении свинопосолки было единовременно поймано 12 крыс. При очистке помещения для хранения опилок в первый раз добыто 40 молодых крыс, во второй раз — 30 молодых крыс и шесть взрослых. Во время уборки кучи земли на крыше колбасного завода за полдня было истреблено 25 крыс разного возраста. Резкое повышение вылова мышей в первом этаже холодильника в июле совпало с разгрузкой камер.

Систематический вылов грызунов в жилых домах дает материал для характеристики как состояния численности грызунов, так и степени заселенности ими в зависимости от типа построек. Так, в шестиэтажном доме с системой мусоропроводов и торговыми помещениями в первом этаже, одно из которых занято пекарней, грызуны вылавливались в течение всего года. Домовые мыши попадались главным образом в пекарне, в незначительном количестве встречались в жилых помещениях. Крысы наблюдались только в мусороприемниках, в трех камерах из семи, что указывает на отсутствие передвижений их из одной секции дома в другую.

В меньшей степени заселены грызунами жилые дома без мусоропроводов; крысы здесь встречаются главным образом в подвалах, откуда наблюдается их проникновение в квартиры, расположенные на первом этаже. Наиболее заселенным грызунами, главным образом домовыми мышами, оказался барачный поселок с большим количеством надворных построек, которые частично непосредственно примыкают к баракам.

Анализ собранных материалов позволил установить и соотношение численности серых крыс и домовых мышей в зависимости от типа заселенных ими построек. Так, вылов грызунов в жилых домах (около 45 000 ловушко-суток) показал следующие соотношения численности серых крыс и домовых мышей: здание с системой мусоропроводов и продовольственными помещениями в первом этаже — 1 : 1, каменные жилые дома с подвалами — 2 : 1, бараки и надворные постройки — 1 : [illegible]

Другой пример можно привести по материалам, собранным на птицефабрике. Вылов грызунов (3500 ловушко-суток) показал следующее соотношение численности серых крыс и домовых мышей в различных типах птичников: в деревянных одноэтажных птичниках с деревянными полами — 8,5 : 1, в каменных двухэтажных птичниках — 1 : 3,5.

Отмеченное соотношение двух видов грызунов объясняется тем, что при равных кормовых условиях птичники с деревянными полами наиболее доступны для крыс, которые имеют здесь благоприятные условия для устройства надежных убежищ.

Поскольку механический метод истребления грызунов до настоящего времени еще недостаточно внедрен в практику дератизации и практические организации плохо снабжены орудиями лова, мы не можем повсеместно рекомендовать сбор материалов путем систематических вылов грызунов. Поэтому для учета численности грызунов необходимо проводить краткосрочные обловы на обследуемых объектах или участках города. В связи с этим оказалось необходимым определить некоторые условия, соблюдение которых должно обеспечить единообразие учетных данных, а именно: систему расстановки орудий лова, количество их на единицу площади и длительность вылова.

По литературным данным, при учетных работах рекомендуется ста-
ить одну давилку на 10 м² площади. Практически это условие невы-
олнимо по двум причинам: во-первых, в жилых домах со стороны на-
еления имеет место резкое противодействие, а нередко и прямое запре-
ение ставить давилки там, где имеются дети и домашние животные;
о-вторых, при уборке помещений, особенно влажной, давилки перестав-
яют с места на место, и большое количество их оказываются разряжен-
ыми. Кроме того, расстановка орудий лова в таких количествах пред-
тавляет собой трудоемкую работу и требует громадного количества
авилок.

Поскольку в жилых домах грызуны наблюдаются главным образом
местах общего пользования, были проведены опытные учетные работы,
которых вылов проводился только в кухнях, ванных, уборных, кладов-
ах и т. п., с пересчетом полученных данных на всю обследуемую пло-
адь. В 24 домах, площадью в среднем по 70 м² каждый, ставили по
ве-пять давилок в местах общего пользования, которые занимали 15—
8 м². На 150 ловушко-суток процент попадания был равен 3,2. Для
онтроля в 10 домах было поставлено по шесть-семь давилок по всему
омещению из расчета одна на 10 м². При такой расстановке ловушек
роцент попадания грызунов был равен 2,9. Следует отметить, что в жи-
ых помещениях была поймана только одна домовая мышь. Следова-
ельно, не удалось отметить существенной разницы в результатах выло-
а при этих двух способах расстановки давилок. Аналогичный опыт был
роведен в 50-квартирном многоэтажном каменном доме, где были жа-
обы на наличие домовых мышей в некоторых квартирах. В местах
бщего пользования было поставлено по три-четыре давилки, и вылов
ал 0,4% попадания, в пяти контрольных квартирах при постановке
осьми-десяти давилок как в местах общего пользования, так и в жилых
омнатах процент попадания домовых мышей был равен 0,3.

В многоэтажном доме с системой мусоропроводов серые крысы попа-
ались только в капканы, поставленные в камерах мусороприемников.
домовые мыши в отдельных квартирах — в местах общего пользова-
ия, а также в помещениях пищевых точек, расположенных в первом
таже. Следовательно, тип жилых построек определяет дифференциро-
анный подход к расстановке ловушек для учета состояния численности
рызунов.

На основании наших материалов, можно считать, что в общей слож-
ости в жилых домах во время контрольных выловов достаточно ста-
вить ловушки из расчета одна на 25—40 м² всей площади при условии,
то места общего пользования, мусороприемники, помещения торговых
очек в большей степени насыщают орудиями лова, чем жилые помеще-
ия. В каждом помещении должно быть поставлено не меньше двух
авилок.

На предприятиях пищевой промышленности практически не пред-
тавляется возможным расставлять большое количество давилок в про-
зводственных помещениях. Поэтому при проведении контрольных
ыловов приходится сосредоточивать орудия лова в наиболее защищен-
ых местах, которые обычно являются местами, наиболее часто посе-
даемыми грызунами. При такой расстановке одна ловушка приходится
а 30—50 м² общей площади обследуемого помещения.

В качестве примера можно привести результаты вылова грызунов в
тичниках при расстановке ловушек (по 15 давилок) только в кормо-
ых отделениях и торфяниках, где сосредоточены следы жизнедеятель-
ости крыс. Из восьми птичников в пяти за 3 суток было выловле-
но 17 крыс и две мыши, а в двух контрольных птичниках при
асстановке 30 давилок по всему помещению была поймана за тот же
ериод одна крыса. Это положение подтверждается опытами, результа-
ы которых показали, что увеличение числа ловушек на единицу пло-

щади в тех объектах, где наблюдались грызуны, не привело к усилению вылова. Так, в сушилке (колбасный завод) площадью в 500 м² одинаковый вылов наблюдался при постановке одной давилки на 10 и на 50 м². Такие же результаты были получены в шести других точках, где число давилок было доведено до одной на каждые 2, 4 и 6 м².

В надворных постройках барачного поселка при увеличении количества давилок вылов грызунов также не возрос.

Первый вылов при расстановке по одной давилке на каждый сарай дал 15 крыс и 54 домовых мышей, а второй вылов, при увеличении количества давилок в полтора раза, за этот же срок — 16 крыс и 56 домовых мышей. Повторность вылова не могла сказаться на его эффективности, так как, во-первых, между ними был интервал в 2 месяца, во-вторых, почти в половине сараев при повторном учете давилки были поставлены впервые.

Контрольные выловы показали, что правильное представление о состоянии численности на определенном участке города можно получить только при условии проведения учетных работ во всех постройках, в том числе и надворных. Так, по частновладельческому сектору в г. Ногинске в домах на 149 давилок выловлено 99 грызунов, а в прилегающих к ним сараях — на 34 давилки 30 грызунов. Значительное увеличение количества пойманных грызунов отмечено при контрольных выловах в барачном поселке, когда в учетные работы были включены и сараи. За 4 дня вылова в сараях добыто в августе в 2,4 раза, а в октябре — в два раза больше грызунов, чем за месяц во всем барачном поселке.

Такое же значение для точности учетных данных имеет вылов грызунов в подвалах жилых домов, так как нередки случаи, когда подвальные помещения заселены грызунами сильнее, чем жилые. Так, при весеннем учете в г. Подольске на 404 ловушко-суток выловлено 54 крыс и 96 мышей, а в подвалах этих же домов на 445 ловушко-суток дополнительно 30 крыс и 85 мышей.

При организации учетных работ большое практическое значение имеет также установление продолжительности вылова грызунов, чем определяется трудоемкость работ. Опыты, поставленные в этом направлении в различных типах построек, показали, что максимальное количество грызунов вылавливается без предварительного приучения к незаряженным орудиям лова в первые 2 суток после расстановки давилок, в некоторых случаях — даже в течение 1-х суток. На 3-и сутки вылов сокращается, а на 4-е снижается еще более резко (табл. 5).

Таблица 5

Результаты вылова грызунов за 1—4 суток

Дата	Объект обследования	Колич. ловушко-суток	Вылов крыс (к) и мышей (м) по дням									
			1-й		2-й		3-й		4-й		всего	
			к	м	к	м	к	м	к	м	к	м
12—15.VIII	Сараи в барачном поселке	1108	5	16	2	18	6	16	2	4	15	54
21—25.X	То же	420	6	17	6	16	1	17	3	6	16	56
22.VI—6.VIII	Птичники	3500	31	35	28	27	18	18	Вылова не было		77	
1952 г.	Жилые дома (Ногинск)	6789	220		262		124		То же		606	
„	То же (Подольск)	1212	132		16		14		„		162	

Опыт увеличения сроков вылова в двух птичниках до 6 суток также подтвердил приведенные выше данные. Так, на птичнике № 8 за первые 3 суток выловлено пять крыс, а за следующие 3 суток — одна (на 4-е су

ки); на птичнике № 10 за первые 3 суток выловлено девять крыс (одна взрослая и восемь молодых) и за следующие 3 суток — три (молодые). В птичнике № 10 весь выводок в основном был пойман в течение первых 3 суток.

Следовательно, в отношении характеристики состояния численности грызунов наиболее показательны те данные вылова, которые получаются в течение 3 суток, и нет основания усложнять учетные работы, удлиняя сроки вылова или применяя предварительное приучение грызунов к орудиям лова путем расстановки их с приманкой, но в незаряженном виде. Обычно при истреблении грызунов механическим методом используют давилки двух размеров: большие — для вылова крыс и маленькие — для домовых мышей. Эти же орудия лова применяются и при проведении учетных работ. Следует, правда, отметить, что домовые мыши хорошо идут в давилки и попадаются даже в ловушки больших размеров. В нашей практике при облове сараев неоднократно наблюдалось, что в одну большую давилку попадалось одновременно по две и даже три мыши. Серые крысы ловятся давилками хуже, но при известном навыке дезинфекторы с успехом добывают ими крыс. Поэтому при учетных работах, когда используется не менее нескольких сот, а иногда и десятков тысяч ловушко-суток, как это видно из приведенных выше материалов, применение давилок для отлова крыс вполне допустимо.

Вылов грызунов, проводимый эпизодически в течение ограниченного срока, резко не снижает численности грызунов, так как при этом вылавливается только часть популяции. Как известно, при неполном истреблении грызунов на обрабатываемой площади численность их быстро восстанавливается. Это положение правильно и в случаях проведения контрольных выловов, когда также гибнет только часть популяции. Поэтому данные повторных выловов через определенные интервалы дают относительные показатели заселенности объектов грызунами.

Правильность предположения о том, что во время контрольных выловов в течение 3 суток уничтожается не вся популяция грызунов, подтверждается двумя длительными опытами, поставленными с целью уточнения сроков практически полного вылова. На одном из объектов (пищевая точка) при использовании давилок, вершей и ловушек Тишлеева с одновременными большими заделочными работами было затрачено почти 2 месяца, прежде чем прекратились жалобы на наличие грызунов и по комплексу показателей можно было отметить их отсутствие.

В заключение данного раздела следует добавить, что для получения сравнимых данных при проведении контрольных выловов должны быть единообразными некоторые условия учетных работ, а именно: повторные выловы на определенной группе объектов с применением одинакового количества орудий лова, снабженных однотипной приманкой. Этот момент не следует упускать из виду, так как для анализа учетных данных необходимо иметь материал, собранный в течение нескольких лет. Эти данные могут быть использованы и для правильного решения некоторых организационных вопросов при проведении дератизационных мероприятий, в том числе и для контроля качества работы дезинфекторов.

Наиболее сложен учет численности грызунов по городу в целом, но основным показателем в данном случае также является наличие свободной от грызунов площади.

Разобщенность отдельных популяций серых крыс и домовых мышей, различная численность их на смежных объектах, наличие заселенных объектов рядом со свободными от грызунов вызывают также необходимость оценки численности грызунов по количеству заселенных ими объектов, выраженному в процентах к общему числу грызунов в данном районе города.

Кроме того, для учета численности грызунов в пределах города методом ловушко-суток производят вылов в отдельных городских кварта-

лах, которые должны представлять собой участки, достаточно изолированные широкими улицами, проездами или площадями, расположенные в разных частях города (в центре и на окраинах), с различным составом объектов — коммунальных, пищевых, торговых и пр., и отличающиеся друг от друга по благоустройству как самих зданий, так и окружающих их территорий. Такие изолированные кварталы рассматриваются нами как пробные площадки.

Облов производится в каждом здании в пределах данного квартала при помощи давилок. Там, где, по опросным данным, имеются только мыши, ставят давилки малых размеров, где есть мыши и крысы — большого размера, так же как и в тех помещениях, которые заселены только крысами.

Обязательным условием проведения учетных работ является использование единообразной приманки, например хлеба с растительным маслом. На каждые 20—25 м² ставят по одной давилке. Ежедневно проводят учет пойманных грызунов, производят перезарядку давилок со свежей приманкой. Относительный показатель численности определяется из расчета добычи грызунов за первые 3 дня лова на 100 давилок или на 100 ловушко-суток и вылова на 1000 м².

Данные облова в пределах изолированных городских кварталов позволяют вычислить показатель заселенности относительно общего количества фактически обследованных объектов. Одновременно по этим данным можно судить об уровне численности заселенных точек; суммирование этих данных дает представление об общей численности грызунов.

Результаты опытных учетных работ в отдельных кварталах (табл. 6) показали, что низкая численность грызунов наблюдалась в некоторых центральных районах, где преобладали многоэтажные каменные дома с благоустроенной прилежащей территорией, более высокая — в тех кварталах, где расположены пищевые точки. Значительная заселенность грызунами была также отмечена на окраине города, где имеется большое количество надворных построек.

Таблица 6

Результаты учета грызунов в отдельных кварталах города

№ квартала	Дата проведения облова	Колич. обследованных объектов	В том числе			Из них		% попадания на 100 ловушко-суток	Колич. ловушко-суток
			пищевые	коммунальные	учреждения, фабрики, заводы	заселенных грызунами	свободных от грызунов		
1	25.VI—30.VII 1951 . . .	27	10	5	12	35	65	10,4	473[illegible]
2	2—28.VIII 1951	28	12	1	15	70	30	16,6	261[illegible]
3	27.VIII—4.X 1951 . . .	41	2	8	31	20	80	9,4	308[illegible]
4	20.X 1951—2.I 1952 . .	25	9	10	6	50	50	12,9	595[illegible]
5	2.I—20.II 1952	18	2	7	9	25	75	4	152[illegible]
6	20.II—10.IV 1952 . . .	22	3	10	9	40	60	3	554[illegible]
7	20.V—11.VI 1952 . . .	21	1	18	2	70	30	18,7	315[illegible]
2*	17.VI—27.VII 1952 . . .	25	10	1	14	35	65	14	244[illegible]

* Повторный облов.

Повторное обследование, которое удалось провести в квартале № через год, показало изменение состояния численности грызунов. Возрос процент освобожденной от грызунов площади, и вместе с тем изменилось распределение грызунов по объектам в пределах обследованного квартала.

При проведении учетных работ в пределах всего города общая учетная площадь по кварталам должна составлять 2—3% площади всех строений города, и суммарные данные вылова грызунов на пробных площадках принимаются за показатели численности для всего города в целом.

Относительный учет численности грызунов по описанной методике был осуществлен весной и осенью 1954 г. в г. Риге, где проводится сплошная дератизация. На основании материалов, собранных на 14 учетных площадках, высчитаны показатели, характеризующие состояние численности грызунов как по отдельным районам, так и по городу в целом.

Сравнение данных весеннего и осеннего учетов позволяет судить об изменении численности и эффективности мероприятий по сплошной дератизации (рис. 3).

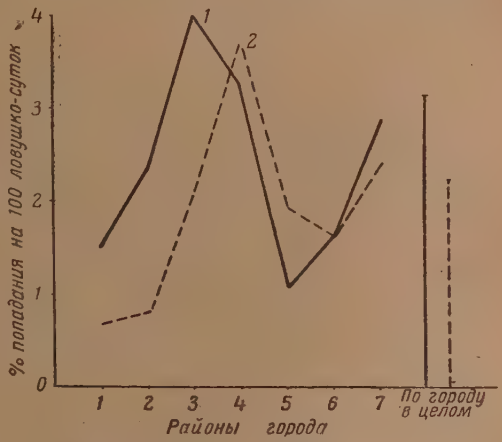


Рис. 3. Результаты весеннего (*1*) и осеннего (*2*) учетов численности грызунов в г. Риге (1954 г.)

Выводы

1. Учет численности грызунов в городских условиях необходим для определения эффективности дератизационных мероприятий, а также для установления той эпидемиологической опасности, которую грызуны могут представлять. Для этих целей наиболее целесообразно использовать относительные показатели, которыми можно характеризовать численность популяции грызунов как на отдельных объектах, так и в пределах участка города, района или города в целом. Широкое внедрение учетных работ в практику дератизации возможно только при условии, если сбор учетных данных увязан с повседневной работой по истреблению грызунов и не требует организации сложных и трудоемких работ.

2. Простейшая методика относительного учета численности грызунов предусматривает установление объектов, свободных от грызунов и заселенных ими. Относительным показателем численности грызунов является соотношение размеров площади этих двух категорий объектов. Для определения свободной от грызунов площади установлен комплекс показателей, характеризующих жизнедеятельность грызунов. Основными из этих показателей являются следующие: 1) отсутствие жилых нор, 2) отсутствие вылова грызунов и 3) отсутствие повреждений или свежих экскрементов.

3. Для более детальной характеристики численности грызунов используют данные выловов, проведенных по единообразной методике. Относительными показателями численности грызунов служат: 1) процент попадания грызунов на 100 ловушко-суток и 2) количество выловленных грызунов на 1000 м² площади. Широкое внедрение в практику дератизации механического метода истребления грызунов позволит собирать первичные учетные данные попутно с проведением дератизационных мероприятий, без организации специальных учетных бригад.

Учетные работы могут иметь две формы: использование материалов систематических выловов грызунов на группе объектов и организация периодических контрольных выловов. Распределение давилок по обследуемой площади производят дифференцированно, в зависимости от типа

построек, из расчета одна давилка на 25—50 м² площади. Вылов проводят в течение 3 суток, ежедневно осматривая давилки и снабжая их единообразной приманкой.

Для учета численности грызунов по городу в целом предложен метод облова отдельных изолированных кварталов, которые рассматриваются как пробные площадки. В период учетных работ в течение 3 суток производят вылов во всех постройках в пределах намеченных кварталов. Давилки, снабженные единообразной приманкой, расставляют из расчета одна давилка на 25—50 м² обследуемой площади. Суммарная площадь построек, в которых проводят вылов, должна составлять 2—3% общей площади всех построек города. При этих условиях учетные данные, полученные в результате облова грызунов в пределах отдельных кварталов, могут характеризовать численность грызунов в городе в целом. Практическая ценность предложенного относительного метода учета численности грызунов показана в результате широкого производственного опыта, проведенного в г. Риге. На основании вылова грызунов на 14 пробных площадках (кварталах), даны относительные показатели численности для отдельных районов и для города в целом.

Литература

Кузякин А. И., 1950. К методике учета и вылова серых крыс в городских объектах. Сб. «Грызуны и борьба с ними», вып. III, Саратов.

Методы учета численности и географического распределения наземных позвоночных, Сб. под ред. А. Н. Формозова, М., 1952.

Общая инструкция по службе учета и прогноза численности грызунов для противочумных учреждений, Саратов, 1951.

Траут И. И., 1950. Численность и размещение мышевидных грызунов в населенном пункте городского типа, Сб. «Грызуны и борьба с ними», вып. III, Саратов.

Davis D. E., Emlen J. T., Stokes A. W., 1948, Studies on home range in the brown rat, J. Mammal., 29.

Emlen J. T., Stokes A. W., Davis D. E., 1949. Methods of estimating population of brown rats in urban habitats, Ecol., 30.

ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ
ТОМ XXXIV 1955 ВЫП. 4

БИОЛОГИЯ ЗЕМЛЕРОЕК ЛЕСОСТЕПНОГО ЗАУРАЛЬЯ

С. С. ШВАРЦ

Институт биологии Уральского филиала АН СССР

Случаи спонтанных заболеваний зверьков из семейства Soricidae туляремией уже давно отмечались как в медицинской, так и в зоологической литературе (Дунаева, Олсуфьев, Цветкова, 1949). Есть основания полагать, что землеройки принимают участие и в развитии других эпизоотий (Варфоломеева, 1949; Олсуфьев и Емельянова, 1951; Олсуфьев и Дунаева, 1949).

Для того, чтобы правильно оценить значение того или иного восприимчивого к заболеванию вида в распространении эпизоотии, необходимо точное знание его биологии. Землеройки являются одной из наименее изученных групп: для ряда районов Союза, в том числе и для Зауралья, сведения по биологии этих животных в сущности полностью отсутствуют. Даже важнейший вопрос — о динамике размножения — изучен далеко недостаточно, а имеющиеся данные относятся главным образом к западным районам Союза ССР. Совершенно не освещены вопросы о миграции землероек, расселении молодых, возрастном составе популяций и многие другие. Слабо разработана и систематика этой группы (Бобринский, Кузнецов и Кузякин, 1944).

Есть основания полагать, что в районах, где наблюдается высокая численность бурозубок (в том числе и в Зауралье), их эпидемиологическое значение окажется более серьезным, чем считается в настоящее время. Это потребует разработки специальных мер регуляции численности бурозубок. Естественно, что успешными эти мероприятия могут быть лишь в том случае, если они будут основаны на знании биологии интересующих нас видов.

В настоящей статье не анализируется значение землероек в сельском и лесном хозяйстве, ибо как наши, так и литературные данные по питанию этих животных имеют еще недостаточно конкретный характер и привлекать их для обоснования полезной роли землероек — истребителей насекомых — нам кажется преждевременным.

Материал и методика

Работа проводилась в течение 1949—1953 гг. Экспедиционными обследованиями была охвачена вся территория лесостепного Зауралья: от предгорий Урала в пределах Челябинской области и Башкирской АССР на западе, до восточных пределов Курганской области на востоке. Северные пределы обследованной территории — южные районы Свердловской и северные районы Курганской и Челябинской областей. На юг экспедиционные обследования простирались до северных районов Кустанайской и южных районов Челябинской областей. Стационарные исследования проводились в Звериноголовском районе Курганской области.

За период работы было добыто и исследовано 623 экз. обыкновенной бурозубки, 7 — средней бурозубки, 17 — малой бурозубки, 63 — куторы. Другие виды землеройковых на обследованной территории не встречаются, указанные же распространены по всему лесостепному Зауралью, но в различном количестве.

Некоторые замечания по систематике

Диагностические признаки Sorex araneus L. из лесостепного Зауралья и их изменчивость показаны в табл. 1. Поскольку динамика возрастного состава популяции у землероек выражена очень резко, в соответствии с чем меняются и некоторые их признаки, используемые в систематике, мы считаем полезным представить наш материал в сезонном аспекте.

Землеройки лесостепного Зауралья должны быть отнесены к подвиду Sorex araneus araneus.

В литературе имеются указания, что индивидуальная изменчивость землероек исключительно велика. Наши данные не подтверждают этого. Для биометрического анализа мы взяли только взрослых самцов, добытых в сентябре. Осенью популяция землероек в возрастном отношении наиболее однородна. Естественно, что для того, чтобы иметь право судить об индивидуальной изменчивости какого-либо признака, мы должны быть уверены, что анализируемая совокупность особей в возрастном отношении представляет собой единое целое. Это условие может быть выполнено лишь в том случае, если мы будем сравнивать землероек, добытых в конце лета и осенью. Весной и летом встречаются отдельные очень старые зверьки, резко различающиеся по размерам. Такие особи представляют меньшинство, и их включение в общую таблицу промеров незначительно повлияло бы на средние величины, но резко увеличило бы коэффициент вариации, который в этом случае отражал бы не индивидуальную, а возрастную изменчивость.

Из табл. 1 видно, что изменчивость отдельных признаков у бурозубок, по сравнению с другими мелкими млекопитающими, относительно велика, но это не мешает использованию их для диагностических целей. Следует подчеркнуть, что наименее изменчивы и, следовательно, имеют наибольшее систематическое значение следующие признаки: расстояние между предглазничными отверстиями, ширина межглазничного пространства и в меньшей мере — длина верхнего зубного ряда.

В целом мы можем сказать, что представление об исключительной индивидуальной изменчивости у землероек по меньшей мере сильно преувеличено. Что касается их географической изменчивости, то, насколько мы можем судить на основании сравнения южноуральских и среднеуральских бурозубок, она также вряд ли значительнее, чем у других млекопитающих.

Наши данные показывают, что обыкновенные бурозубки на всей территории лесостепного Зауралья — от хребта на западе и до восточных пределов Курганской области на востоке — представляют собой в систематическом отношении единое целое.

В литературе подчеркивается, что возрастные изменения черепных признаков землероек незначительны. Мнение это основано на том, что у землероек, ведущих самостоятельный образ жизни и обычно рассматриваемых как взрослые, череп имеет уже предельные размеры и по мере дальнейшего роста животных не увеличивается. Наши данные показывают, что это не совсем так.

Приводимая диаграмма рассеивания (рис. 1) показывает, что константных размеров черепа землероек достигают лишь при общей длине тела 63—64 мм. В дальнейшем же возраст зверьков может быть определен по черепу уже по другим признакам. Череп приобретает константные пропорции при кондило-базальной длине, превышающей 18 мм. Нам кажется, что эти данные должны быть учтены при разработке систематики рассматриваемой группы. То же самое следует сказать и об окраске землероек и ее изменчивости, недоучет которой, безусловно, был одной из причин описания многочисленных видов и подвидов землероек.

Несколько слов об отличиях обыкновенной бурозубки от средней.

Таблица 1

Систематические признаки Sorex araneus L. Курганской области

Признаки	Самцы, 1950 г. $n = 41$	Самки, 1950 г. $n = 36$	Без разделения по полу		Коэф. вариации в % (учтены все особи, добытые за 3 года в сентябре)
			сентябрь 1949 г. $n = 105$	май 1950 г. $n = 5$	
Вес тела в г	—	—	7,2 (6,2—8,1)	10,8 (9,6—11,4)	21,6
Длина тела в мм	63,9 (53,0—74,5)	67,5 (52,9—81)	65,3 (57,0—71,0)	70,5 (63,5—80,6)	7,8
Длина задней ступни в мм	11,75 (9,6—12,2)	12,2 (10,4—12,8)	11,6 (10,8—12,2)	11,7 (11,0—12,5)	6,8
Длина хвоста в мм	41,2 (36,0—46,9)	38,6 (30,0—49,0)	37,9 (32,9—40,1)	38,0 (37,0—40,0)	8,95
Кондило-базальная длина черепа в мм	19,6 (17,3- 20,7)	19,5 (16,7—21,0)	18,9 (18,1—19,2)	18,8 (18,2—19,1)	4,5
Ширина черепа в мм	9,75 (8,7—10,0)	9,6 (8,7—10,0)	9,2 (9,1—9,3)	9,5 (9,5—9,5)	4,5
Высота черепа в мм	6,1 (5,5—7,4)	6,2 (5,1—6,6)	5,7 (5,65—5,78)	5,75 (5,7—5,8)	6,3
Длина верхнего зубного ряда в мм	8,05 (6,9—8,7)	8,4 (7,5—8,8)	8,31 (8,20—8,6)	8,45 (8,3—8,6)	3,8
Ширина межглазничного промежутка в мм	3,5 (3,2—3,8)	3,6 (3,2—3,8)	3,52 (3,40—3,78)	3,6 (3,4—3,8)	1,4
Расстояние между предглазничными отверстиями в мм	2,42 (2,3—2,8)	2,50 (2,2—2,7)	2,50 (2,49—2,61)	2,51 (2,5—2,6)	2,4

Окраска спины Sorex macropygmaeus сходна с окраской спины S. araneus, но несколько темнее. Темный цвет не заходит так далеко по бокам тела, как у последних, и резко отграничен от более светлой окраски боков, которая незаметно переходит в светлосерую окраску брюшка. Столь резкого отграничения окраски спины от окраски боков нам не приходилось наблюдать у S. araneus ни весной, ни осенью. Как известно, средняя бурозубка имеет много общих признаков с обыкновенной бурозубкой, что в некоторых случаях затрудняет их определение. Основным (по сути дела, единственным) критерием при различении этих двух видов Н. А. Бобринский и А. П. Кузякин (1949) считают размеры тела.

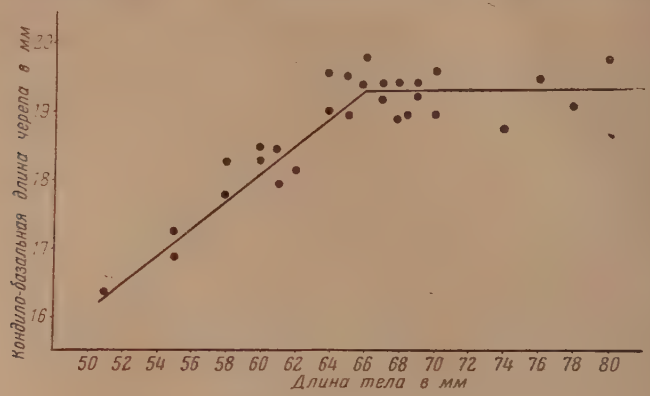


Рис. 1. Рост черепа Sorex araneus L.

Это замечание требует уточнения. Дело в том, что с июля по сентябрь мы довольно часто (в особенности в ведра) добываем молодых обыкновенных бурозубок, которые ни по размерам тела, ни по размерам черепа почти не отличимы от S. macropygmaeus старшего возраста. В этих случаях упомянутые особенности окраски последних должны быть использованы в качестве диагностического признака.

Для неспециалистов (врачей-эпидемиологов) этот признак очень удобен, так как не требует рассмотрения черепа при определении возраста добываемых зверьков. Биологические отличия этих двух видов, вероятно, определяют различную их роль в распространении инфекций, почему различение их работниками противотуляремийной системы весьма желательно.

Окраска и линька

Землеройки рождения данного года, ведущие уже самостоятельный образ жизни, в период с июня по сентябрь имеют следующую окраску: светлошоколадный верх, коричневато-серые бока, серое брюшко; на горле часто рыжевато-желтое пятно. Густота их волосяного покрова в это время — от 1600 до 3534 волос на 0,25 см² (в среднем около 2500; исследовано восемь шкурок). Длина волос колеблется в среднем от 3,7 до 4,3 мм (измерено по 50 волос с каждой из восьми шкурок). Поскольку строение волос детально описано в недавней работе польского зоолога Боровского (S. Borowski, 1952), мы не будем на нем подробно останавливаться.

В сентябре начинается линька землероек, сопровождающаяся изменением их окраски. Осенние и зимние зверьки темнокоричневого, почти черного цвета. Линька начинается с задней части туловища, в последнюю очередь изменяется окраска головы. В сентябре нередко попадаются

двуцветные особи — задняя часть их туловища темная, а мех плечевой области и головы еще не перелинял и имеет характерную светлошоколадную окраску. Первыми начинают линять более старые особи (в конце августа), а большая часть молодых еще в конце сентября носит летний наряд. Осенью мы встречаемся со зверьками двух типов окраски — темными и светлыми, что позволяет безошибочно отличать более старых особей от молодых.

Потемнение мездры, связанное с накоплением пигмента в луковицах растущих волос, наступает заметно раньше, чем удается обнаружить какие-либо изменения в окраске зверьков. Окончание развития зимнего волосяного покрова совпадает с полным посветлением мездры. Потемнение мездры указывает на образование новых волос; шкурки еще имеют коричневую, летнюю окраску, но число волос уже заметно увеличивается — в среднем до 4000 на 0,25 см². У части особей густота волосяного покрова, повидимому, больше не увеличивается, у других рост волос сопровождается увеличением их числа; перелинявшие зверьки имеют на 0,25 см² от 4000 до 6859 волос. Длина зимних волос колеблется в среднем от 7,6 до 8,1 мм (исследованы три шкурки). Различие в длине волос на отдельных шкурках очень незначительно: 6,0—8,7; 6,6—8,2; 7,5—9,7 мм. Разделения волос на категории не наблюдается. Зимний волос, так же как и летний, состоит из пяти отрезков, но отдельные отрезки более длинные, почему и волос в целом длиннее. Длина наиболее длинного, первого, отрезка колеблется около 2,5 мм.

Весной у перезимовавших особей наблюдается весенняя линька, заключающаяся в редукции волоса. Часть волос, очевидно, выпадает, так как общее их число снижается до 2800—4400 на 0,25 см². У других обламываются концевые отрезки, и волос состоит из основного отрезка (около 2,5 мм длиной) и концевого — тонкого и извилистого (1,0—1,5 мм); общая длина волоса — около 4 мм. Повидимому, весной имеет место не только редукция (как полагает Боровский), но и подрост новых волос, ибо по крайней мере у части особей наблюдается почернение мездры.

Описанную структуру волоса перезимовавшие землеройки сохраняют в течение всего лета.

Таким образом, летние землеройки — и старые и молодые — имеют одинаковую длину волос, но совершенно различную их структуру. Стоит еще отметить, что после редукции волос окраска землероек делается несколько более светлой, но все еще значительно темнее, чем у молодых зверьков.

Распределение по биотопам и осеннее расселение

Излюбленными местообитаниями обыкновенных бурозубок в Звериноголовском районе являются берега водоемов, в особенности если они густо заросли кустарниковой и бурьяновидной растительностью. Летом указанные места являются единственными, где можно встретить обыкновенную бурозубку. В этот период ни в борах, ни в колках, ни на открытых степных участках и посевах она не встречается. Данный вывод подтверждается нашими наблюдениями в других районах Зауралья — и здесь летом бурозубка держится исключительно около воды.

Такой характер размещения землероек по биотопам объясняется их приуроченностью к увлажненным почвам, повышенной потребностью во влаге. В лесных местностях эти потребности удовлетворяются в условиях ряда биотопов, отдаленных от воды, в лесостепи же в летнее время — только у водоемов.

К осени численность землероек резко возрастает, и, что значительно существеннее, они в изобилии начинают попадаться и в тех местах, где летом их совершенно не было,— на полянах между озерами, в колках,

даже в центре лесных массивов и т. д. Другими словами, осенью землеройки начинают расселяться. Осеннее расселение позволяет землеройкам быстро заселять подходящие для их обитания места района и осваивать новые водоемы. Осеннее расселение землероек имеет массовый характер. Мы рассматриваем его как важнейшую биологическую особенность землероек лесостепной зоны Зауралья.

Прямые наблюдения показали нам, что вновь возникшие водоемы, отстоящие от постоянных мест обитания бурозубок на тысячи метров, заселяются ими во время осеннего расселения в первый же год. С другой стороны, землеройки расселяются и в зимнее время. В частности, об этом свидетельствует неоднократное нахождение их на островах — сплавинах больших степных озер, куда они могли попасть только зимой, по льду (грызунов, не связанных с водой, на островах нет).

Летом перемещение землероек происходит лишь по берегам водоемов, но подвижность их, повидимому, велика и в это время.

Численность землероек от весны к осени возрастает не менее резко, чем у мышевидных грызунов. Максимальная наблюдавшаяся нами плотность населения землероек выражается 28% попадания. Около 20% попадания в период осенних учетов — явление обычное. Землеройки хорошо идут в давилки с прожаренной приманкой.

Численность других видов бурозубок в Зауралье неизмеримо ниже, чем S. araneus. За 5 лет работы нами добыто лишь 17 экз. S. macropygmaeus и 17 экз. S. minutus. Связь этих видов с увлажненными местами обитания кажется менее тесной, чем у обыкновенной бурозубки. Так, из 17 средних бурозубок только шесть было добыто по берегам водоемов, а из 17 малых бурозубок — восемь. И средние и малые бурозубки чаще попадались нам в зарослях бурьяновидной растительности.

Размножение

Полученные нами данные по размножению обыкновенной бурозубки позволяют сделать следующие выводы. 1. В размножении принимают участие почти исключительно перезимовавшие самки. В год своего рождения бурозубки приступают к размножению только в исключительно редких случаях, поэтому размножение прибылых самок в поддержании численности популяции какого-либо значения иметь не может. 2. Размножение перезимовавших самок идет непрерывно в течение всего теплого времени года; наиболее интенсивно — в мае — июне, когда у части особей беременность сочетается с лактацией. То, что уже в мае отдельные самки вынашивают второй помет, позволяет предполагать, что по крайней мере часть их приносит три помета в год. Общее падение интенсивности размножения в популяции от весны к осени происходит вследствие уменьшения числа зверьков (отмирание перезимовавших особей). Смертность самцов выше смертности самок — отсюда частичное прохолостание самок осенью.

Плодовитость бурозубок характеризуется следующим числом эмбрионов у обследованных нами беременных самок: 3, 6, 6, 6, 8, 8, 8, 8, 8, 9, 11, 11, 11. Связи между числом эмбрионов и размерами (возрастом) самок нам констатировать не удалось. Эмбрионы последних дней развития имеют длину тела 12 мм и вес 0,350 г.

Оценивая половую потенцию самцов по размерам их семенников, мы приходим к выводу, что и среди самцов способны к размножению только перезимовавшие особи. Это согласуется с данными Денеля (A. Dehnel, 1952), полученными при работе с землеройками в экспериментальных условиях. Наибольшие размеры семенников у прибылых особей — 4 - 5 мм, наименьшие размеры семенников у перезимовавших — 6 мм, обычно — 7—8 мм.

Из сказанного ясно, что в условиях зауральской лесостепи огромное

большинство бурозубок приступает к размножению только после первой зимовки, т. е. в возрасте 8—9 месяцев и старше. Это явно не соответствует малой долговечности землероек, продолжительность жизни которых не превышает 13—15 месяцев, и отличает их от других мелких млекопитающих, приступающих к размножению в более молодом возрасте.

Детальные исследования Денеля (1952) показали, что в лабораторных условиях часть самцов, содержащихся на рационе, обогащенном витаминами, созревает в возрасте около 4—5 месяцев (хотя и не приступает к размножению). Эти данные подтверждены Боровским и Денелем (S. Borowski i A. Dehnel, 1952) и Вольской (I. Wolska, 1952). Работы этих авторов говорят о том, что по крайней мере одним из факторов, тормозящих процесс полового созревания землероек, является недостаточно полноценное питание летом и осенью. Однако мы сомневаемся в том, что закономерности полового созревания землероек в естественных условиях определяются только питанием. Ведь как раз в период полового созревания землероек (ранняя весна) витаминных кормов меньше, чем когда-либо. С другой стороны, часть землероек достигает размеров взрослых уже в начале лета, когда корма их безусловно обогащены витаминами. Наконец, если недостаток витаминов — единственная причина, тормозящая процесс полового созревания землероек, то остается непонятным, почему в отдельных местностях быстрое их половое созревание — явление обычное.

Необходимо также отметить, что при обогащении рациона землероек витаминами Денелю удалось вызвать ускорение полового созревания только у самцов.

Сказанное заставляет предполагать, что в природе есть и другие факторы, тормозящие процесс полового созревания землероек. Учитывая большой биологический интерес этого вопроса, мы позволяем себе привести некоторые наблюдения, которые могут помочь его решению.

Нам удалось констатировать только три случая размножения прибылых самок, из них — два в 1953 г.

Размеры семенников обследованных нами прибылых самцов бурозубок колебались в 1949 г. (78 самцов) в пределах 1,2—1,8 мм; в 1950 г. (35 самцов) — 1,0—2,0 мм; в 1951 г. (68 самцов) — 1,0—2,1 мм (один самец имел семенники размером 4,9 мм); в 1952 г. (95 самцов) — 1,4—2,0 мм. Эти данные позволяют считать, что размеры семенников прибылых самцов в состоянии покоя колеблются в пределах 1,0—2,0 мм.

Другая картина наблюдалась летом 1953 г. В период с 17 июня по 6 июля было добыто и исследовано всего 10 прибылых самцов, но из этого числа только два имели семенники в состоянии покоя (1,8—2,1 мм), у остальных размеры колебались в пределах 3,0—7,0 мм. У одного из таких самцов размеры семенников и добавочных половых органов были такими же, как у перезимовавших животных.

В указанный период было добыто шесть прибылых самок. Среди них две оказались беременными, а у четырех диаметр матки был значительно больше, чем обычно у самок данного года рождения, и фолликулы более крупные, что указывает на начало процессов, ведущих к течке.

Эти данные говорят о том, что в 1953 г., в противоположность тому, что наблюдалось в другие годы, процесс полового созревания землероек начался, а у части особей, вероятно, завершился в июне — начале июля.

Причину этого мы склонны видеть в метеорологических особенностях 1953 г. Весна в 1953 г. началась рано. В последних числах марта установилась положительная температура, и к 13 апреля, на 10 дней раньше нормы, произошел переход среднесуточной температуры через +5°. В начале мая наблюдалось кратковременное похолодание (ночью температура опускалась до —10°), сменившееся потеплением; к 20 мая темпы накопления тепла опередили обычные на 8—10 дней. Однако после этого началось резкое похолодание. Среднедекадная температура третьей дека-

ды мая оказалась на 1—2° ниже средней многолетней и в отдельные ночи падала до —4°. Установилась длительная прохладная погода. Заметное потепление имело место лишь в начале июля.

Раннее наступление весны вызвало раннее начало размножения землероек. В результате этого переход молодых первого помета к самостоятельному образу жизни совпал с периодом резкого похолодания. То, что именно в этот год удалось наблюдать половое созревание еще не перезимовавших зверьков, дает основание думать, что низкие температуры оказывают на землероек гонадостимулирующее действие. Тогда понятно, почему, как правило, размножаются только перезимовавшие землеройки, а прибылые остаются неполовозрелыми, несмотря на крупные размеры тела.

Наше предположение позволяет объяснить расхождение во взглядах различных авторов на биологию размножения землероек. Так, согласно Брэмбеллу (R. Bramball, 1935), бурозубки становятся половозрелыми только на втором году жизни. С другой стороны, Е. М. Снигиревская (1947) доказала, что ежегодно в размножении участвуют и прибылые землеройки. Полученные нами данные, как мы видели, говорят о том, что прибылые зверьки принимают участие в размножении только в отдельные годы. С нашей точки зрения, эти расхождения находят себе естественное объяснение. Брэмбелл работал в Англии, где поздневесенний — раннелетний возврат холодов не имеет места и развивающиеся землеройки подвергаются действию пониженных температур только зимой. Е. М. Снигиревская работала в Башкирском заповеднике. Здесь поздние возвраты холодов (при ранней весне) — явление обычное. В этих условиях молодняк первого помета, переходя к самостоятельному образу жизни, нередко подвергается воздействию низких температур. В южном Зауралье поздние возвраты холодов — явление более редкое, но, как мы видели, иногда имеют место, и именно тогда наблюдается исключительно раннее созревание молодых землероек.

Таким образом, предположение о гонадостимулирующем действии низких температур на землероек находит себе подтверждение в анализе географической изменчивости их генеративного цикла.

То, что созревание землероек не происходит осенью, легко можно объяснить тормозящим действием других факторов среды и, в частности, неполноценным питанием.

Динамика возрастного состава популяции

Общие размеры и особенности черепа позволяют довольно естественно разделять добываемых землероек по возрастным группам.

А. Группа juvenis. Длина тела меньше 50 мм. В давилки не попадаются, а добываются лишь ведрами.

Б. Группа adultus объединяет взрослых особей, еще не закончивших рост. Зубы без признаков стирания. Гребней на черепе нет. Вес тела — 5,5—8,5 г. Большая часть особей этой возрастной группы еще не достигла половой зрелости.

В. Группа senex. Особи с заметно стертыми задними коренными и некоторыми промежуточными зубами (гипоконы закруглены). На месте швов затылочной области черепа начинают образовываться гребни. Размеры черепа крупнее. Граница окраски спины и боков тела выражена менее резко, чем у более старых особей. Волосяной покров хвоста заметно менее густой, чем у adultus. Размеры более крупные: вес 8,5—12 г, длина тела превышает 70 мм.

Г. Группа ultrasenex. Все зубы сильно стерты. Резцы нижней челюсти в виде почти гладкой пластинки. Все промежуточные зубы закруглены. Большинство их полностью депигментировано. Коренные без острых граней. Рост закончен. Швы черепа в виде резко выраженных гребней.

Окраска обычно темнее, чем у более молодых особей. Размеры более крупные: длина тела свыше 80 мм, вес — до 15 г.

Следует отметить, что использование размеров тела в качестве единственного критерия для определения возраста землероек мы считаем недопустимым: эти данные могут служить лишь для грубой ориентировки. Об этом прямо говорят исследования Боровского и Денеля (1952), показавшие, что размеры землероек находятся в строгом соответствии с обеспеченностью их кормами. К концу лета часть прибылых зверьков догоняет перезимовавших по общим размерам тела. Однако их превосходно можно отличить по зубам и по отсутствию гребней на черепе (а также по тому, что они не размножались, в то время как перезимовавшие зверьки или участвуют, или участвовали в размножении).

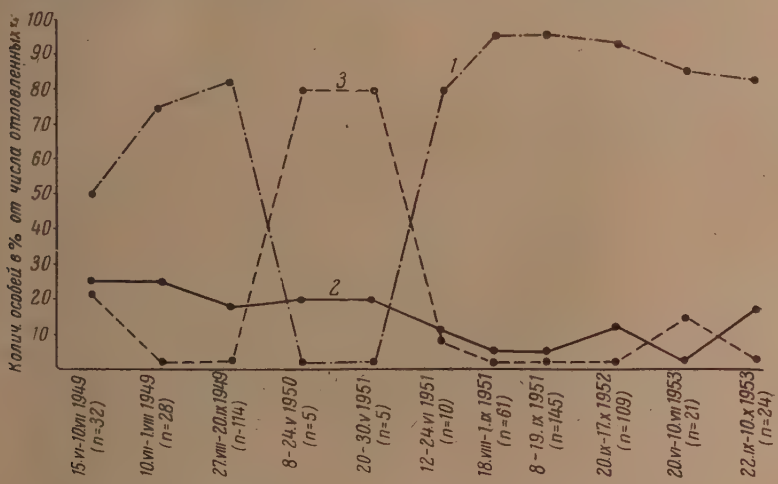


Рис. 2. Динамика возрастного состава популяции Sorex araneus L.
1—adultus, 2—senex, 3—ultrasenex

То, что по крайней мере часть землероек в возрасте 5—6 месяцев догоняет старых зверьков, дает приблизительные указания относительно продолжительности периода роста бурозубок.

Представление о закономерностях возрастной динамики популяций землероек дает рис. 2. Он составлен на основании обследования землероек, добытых в течение ряда лет по берегам двух озер (Плоского и Телорезного) в пойме р. Тобола у поселка Озерного.

Анализ графика позволяет нам сделать следующие выводы. 1. Весной, до перехода прибылых зверьков к самостоятельному образу жизни, популяция землероек состоит исключительно из старших возрастных групп; adultus в это время полностью отсутствуют. Это значит, что за 6 зимних месяцев все землеройки приобретают особенности senex и ultrasenex. 2. Уже к июню adultus, т. е. прибылые особи, составляют большинство в популяции, а относительное обилие старших возрастных групп резко падает. В дальнейшем преобладание младших возрастов делается все значительнее. К августу ultrasenex практически отмирают, исключительно редкими делаются и senex. Лишь поздней осенью количество последних вновь намного возрастает за счет прибылых особей. До этого времени все прибылые землеройки должны были быть отнесены к adultus. Следовательно, и в летнее время признаки senex приобретаются землеройками в возрасте около 5—6 месяцев. Коль скоро майские землеройки в своем большинстве относятся к ultrasenex, а огромное большинство октябрьских — к adultus, возраст которых мы можем ориентировочно принять за 3 месяца, то у нас есть основания полагать, что

признаки ultrasenex приобретаются землеройками в возрасте около 9—10 месяцев.

Таким образом, анализ динамики возрастного состава популяции дает возможность определить примерный календарный возраст выделяемых нами групп.

Паразиты

Так как полное гельминтологическое обследование землероек нами проведено не было, то имеющиеся сведения по зараженности их гельминтами имеют отрывочный характер. Труд по определению обнаруженных нами гельминтов любезно взял на себя А. М. Петров, которому мы, пользуясь случаем, приносим нашу глубокую благодарность.

Наиболее распространенным гельминтом землероек в обследованных районах является Porrocoecum depressum (личинки) (отряд Nematoda, подотряд Ascaridata, семейство Anisanidae). Пораженные этим гельминтом землеройки нам попадались на всей обследованной территории, но в незначительном количестве. Исключение представляет лишь популяция землероек в наиболее северном из обследованных нами районов — Белозерском. Здесь более 60% всех обследованных нами особей оказались пораженными этим гельминтом. Локализация личинок P. depressum в организме землероек весьма разнообразна. Мы находили их в огромном количестве под кожей (преимущественно в передней части туловища), в печени и на серозных покровах грудной и брюшной полости. Как известно, этот гельминт в половозрелой стадии паразитирует в кишечнике хищных птиц.

В Белозерском районе нами был обнаружен и другой гельминт землероек — Alaria alata (Goeze, 1782). Он был найден у шести землероек, добытых по берегам лесных речек .

В полном списке эндопаразитов землероек, опубликованном в 1952 г. Солтисом (A. Soltys, 1952), Alaria отсутствуют. По нашим данным, в отдельных пунктах зараженность Sorex araneus этими паразитами может быть значительной.

Из эктопаразитов на бурозубках в большом количестве встречены блохи[1]. В наших сборах обнаружены следующие виды: Ctenophtalmus assimilis Tasch., Doratopsylla dasycnema R., Palaeopsilla birulae Ioll, P. sorecis Doll, Hystricopsilla talpae Curt. Ctenophtalmus assimilis и Hystricopsilla talpae в лесостепном Зауралье — наиболее массовые паразиты красной полевки (Clethrionomys rutilus) и нередко встречаются на полевых мышах (Apodemus agrarius). Palaeopsilla sorecis изредка паразитирует на обыкновенной полевке (Microtus arvalis). Ctenophtalmus assimilis — один из наиболее распространенных паразитов водяной крысы (Arvicola terrestris).

Из сказанного ясно, что большинство видов блох землероек паразитирует и на грызунах. Очевидно, между ними существует постоянный обмен эктопаразитами. Учитывая большую подвижность землероек, можно полагать, что это имеет эпидемиологическое значение.

О некоторых анатомо-физиологических особенностях землероек, связанных с интенсивностью их обмена веществ

Из всех млекопитающих наиболее интенсивным обменом веществ, говидимому, обладают землеройки. Об этом свидетельствует исключительно большое количество потребляемой ими пищи и полная неспособность переносить голодание (лишенные корма животные гибнут уже через несколько часов). Прямыми наблюдениями показано, что газообмен землероек выше, чем у всех других млекопитающих. На 1 г веса землеройки поглощают до 20 см^3 кислорода. Это указывает на обмен, примерно в четыре раза более высокий, чем у мелких грызунов, и в несколько десятков раз более интенсивный, чем у крупных млекопитающих. Исключительно высокая интенсивность метаболизма землероек накладывает на их организацию сильный отпечаток. Как известно, наиболее тесно связанными с интенсивностью обмена веществ животного признаками являются относительные размеры его внутренних органов (прежде всего сердца и почек) и концентрация красной крови. Табл. 2 показывает, что все эти показатели у землероек приближаются к максимальным, известным для млекопитающих.

---

[1] Определение блох проведено Е. Таскаевой. Пользуемся случаем принести ей нашу глубокую благодарность.

Таблица 2

Некоторые анатомо-физиологические особенности землероек (взрослые самцы)

Вид	Средний вес в г	Относительный вес в ‰			Колич. эритроцитов	Колич. гемоглобина (по Сали)	Относительная длина кишечника в % к длине тела
		сердца	печени	почек			
Обыкновенная бурозубка	10,0	9,65	60,3	11,0	13 950 000	97	352
Средняя бурозубка	5,6	13,8	44,5	10,2	14 000 000	—	342
Малая бурозубка	3,05	14,5	53,0	10,2	—	—	332
Обыкновенная кутора . . .	19,0	9,8	56,0	14,5	7 650 000	91	398

У отдельных особей малой бурозубки относительный вес сердца достигает 16—17‰ — значения, для других млекопитающих неизвестного (только у отдельных особей мыши-малютки из северных районов сердечный индекс приближается к этой цифре); близок к максимальным значениям и индекс почек. У куторы же — животного, ведущего полуводный образ жизни,— относительный вес почек больше, чем у любого другого млекопитающего (только у отдельных особей самых мелких грызунов — мышовки и мыши-малютки — он бывает равен 12—13‰). Как видно из табл. 2, к максимальным значениям приближается и концентрация красной крови у землероек. Сопоставление приведенных цифр с соответствующими показателями для ежа (табл. 3), доказывает, что высокие интерьерные показатели землероек — следствие интенсивности их метаболизма, а не общая черта отряда насекомоядных.

Таблица 3

Возрастные изменения интерьерных показателей у насекомоядных

(Указаны средние величины многих измерений)

Вид	Относительный вес в ‰						Относительная длина кишечника	
	сердца		печени		почек			
	молодые *	взрослые	молодые	взрослые	молодые	взрослые	молодые	взрослые
Обыкновенная бурозубка . .	8,9	9,65	36,0	60,3	10,0	11,0	180** / 48	352 / 102
Еж обыкновенный	7,1	4,5	44,0	37,0	7,7	5,0	304 / 75	227 / 67

* В возрасте нескольких дней.

** В числителе указана длина кишечника по отношению к длине тела в процентах, в знаменателе — длина кишечника по отношению к весу тела (длина кишечника в миллиметрах, деленная на кубический корень из веса тела).

Высокие интерьерные показатели землероек являются следствием особенностей их развития. В отношении млекопитающих известно, что наибольшие относительные размеры органов наблюдаются у них в молодом возрасте; в дальнейшем же, по мере роста животного, относительные размеры органов падают. Положение это подтверждено и нами на большом материале по грызунам. Табл. 3 показывает, что у землероек, в противоположность другим млекопитающим, взрослые особи обладают более высокими интерьерными показателями, чем молодые. Следует отметить,

что с возрастом увеличивается и относительная длина кишечника землероек, что выявляется не только при расчете на длину тела, но и при расчете на вес тела.

Своеобразие развития внутренних признаков землероек стоит в полном соответствии с исключительно высоким уровнем их обмена веществ. Следовательно, возрастные изменения интенсивности метаболизма есть ведущая причина, обусловливающая характер развития внутренних признаков животного.

Выводы

1. Линька бурозубок сопровождается изменением окраски животного и структуры его волоса. Морфология волосяного покрова позволяет безошибочно отличать перезимовавших землероек от прибылых в любое время года.

2. Летом обыкновенная бурозубка встречается только по берегам водоемов; в конце лета начинается ее отход от водоемов и осеннее расселение, связанное с заселением новых биотопов.

3. Прямыми наблюдениями и кольцеванием установлено, что подвижность бурозубок и вне периода расселения очень велика — не меньше, чем у грызунов.

4. Размножение землероек идет в течение всего теплого времени года, наиболее интенсивно в мае — июле. Как правило, размножаются лишь перезимовавшие особи в возрасте 8—10 месяцев. Пониженные температуры оказывают на землероек гонадотропное действие.

5. Максимальная длительность жизни землероек определяется в 13—15 месяцев; до второй осени огромное большинство землероек не доживает, почему их осенняя популяция состоит почти целиком из особей рождения данного года.

6. Землеройки обладают рядом существенных анатомо-физиологических особенностей, связанных с исключительно высоким уровнем обмена веществ.

7. При оценке возможного эпидемиологического значения землероек в лесостепной зоне необходимо учитывать их большую подвижность, наличие у них резко выраженных осенних миграций, общность ряда эктопаразитов с опасными в санитарном отношении видами грызунов и передвижение в процессе миграций по норам грызунов.

Литература

Бобринский Н. А., Кузнецов Б. А., Кузякин А. П., 1944. Определитель млекопитающих СССР, М.

Варфоломеева А. А., 1949. Лептоспирозные заболевания человека, Медгиз.

Дунаева Т., Олсуфьев Н., Цветкова Е., 1949. О восприимчивости к туляремии обыкновенной бурозубки (Sorex araneus) и куторы (Neomys fodiens), Зоол. журн., т. XXVIII, вып. 1.

Лавров Н. П. и Башенина Н. В., 1941. Учет кормов лисицы и горностая (мышевидных грызунов и мелких насекомоядных), Тр. ЦЛБ «Заготживсырье», т. V, М.

Огнев С. И., 1928. Звери Восточной Европы и Северной Азии, т. 1.

Олсуфьев Н. Г. и Дунаева Т. В., 1950. О восприимчивости к туляремии некоторых видов насекомоядных, Зоол. журн., т. XXIV, вып. 1.— 1949. Об эпизоотии рожистой инфекции среди грызунов и насекомоядных, Вопросы краев., общ., эксперимент. паразитол. и мед. зоол., т. 6, М.

Олсуфьев Н. Г. и Емельянова О. С., 1951. Обнаружение листереллезной инфекции у диких грызунов, насекомоядных и иксодовых клещей, ЖМЭИ, 7.

Потехина Л. Ф., 1951. Цикл развития возбудителя аляриоза лисиц и собак, ДАН СССР, т. XXVI, № 2.

Снигиревская Е. М., 1947. Материалы по биологии размножения и колебаниям численности землероек в Башкирском заповеднике, Тр. Башкирск. гос. заповедника, 1.

Фенюк Б. К., 1936. Переселение степных грызунов, Природа, № 10.

Шварц С. С., Павлинин В. Н., Данилов Н. Н., 1951. Животный мир Урала, Свердлгиз.

Borowski S., 1952. Sesonowe zmiany uwlosienia u Soricidae, Ann. Univ. M. C.-Sklodowska, vol. VII, 2, Lublin — Polonia.
Borowski S. i Dehnel A., 1952. Materialy do biologii Soricidae, Ann. Univ. M. C.-Sklodowska, vol. VII, 6, Lublin — Polonia.
Bramball H., 1935. Reproduction of the common shrew (Sorex araneus), Ph. Tr. London, Sec. B, vol. 225, No. 518.
Dehnel A., 1912. Biologia rozmnażania ryjowki S. araneus L. w warunkach laboratoryjnych. Ann. Univ. M. C.-Skladowska, vol. VI, 11, Lublin — Polonia.
Kubik I., 1951. Analiza pulawskiej populacji Sorex araneus araneus L. i Sorex minutus minutus L., Ann. Univ. M. C.-Sklodowska, vol. V, Lublin — Polonia.
Soltys A., 1952. Parożyty wewnetrzne rujowki aksamitnej (Sorex araneus, Ann. Univ. M. C.-Skladowska, vol. VI, 5, Lublin — Polonia.
Wolska I., 1952. Rozwoj aparatu plciowego w cyklu życiowym Sorex araneus, Ann. Univ. M. C.-Skladowska, vol. VII, 8, Lublin — Polonia.

ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

ТОМ XXXIV 1955 ВЫП. 4

РАЗМНОЖЕНИЕ СТАДНЫХ ПОЛЕВОК И СТЕПНЫХ ПЕСТРУШЕК В СЕВЕРНОМ КАЗАХСТАНЕ

А. И. КРЫЛЬЦОВ

Северный филиал Казахской станции защиты растений

Мышевидные грызуны в период их массового размножения на севере Казахстана имеют большое сельскохозяйственное и эпидемиологическое значение. Это вызывает необходимость применения широких истребительных работ. Для Европейской части СССР считается рациональным ежегодное проведение дератизационных мероприятий в стациях переживания грызунов (Наумов, Дукельская, Домбровский, 1951) с тем, чтобы не допустить их массового размножения. Но проведение таких мероприятий на севере Казахстана пока что является совершенно невозможным по причине недостатка рабочей силы и очень большой земельной площади в колхозах. Поэтому в настоящее время доступны только защитные отработки посевов сельскохозяйственных культур. Для этого необходимо выявить причины массовых размножений и заранее предвидеть повышение численности грызунов, чтобы для борьбы с ними заготовить необходимые зооциды и мобилизовать внимание общественности.

Однако в отношении причин, влияющих на изменение численности грызунов в пределах Северного Казахстана, до сих пор имеются прямо противоположные мнения. Например, В. Н. Белов (1930) отмечал, что размножению полевок здесь благоприятствуют условия засухи. Такого же мнения придерживался и А. Н. Формозов (1950), утверждавший, что в засушливые годы стадные полевки размножаются успешнее, чем в сырые. В противоположность им А. М. Беляев (1948) в качестве благоприятных для размножения грызунов считал годы с повышенным и равномерным выпадением осадков, причем, по его мнению, нарастание численности грызунов происходит в течение не 1 года, а 2 лет.

На основе длительных наблюдений, учета литературных материалов и опроса местных жителей мы попытались разрешить этот вопрос и выяснить влияние различных факторов на изменение численности стадных полевок и степных пеструшек в пределах Северо-Казахстанской, Кокчетавской и Акмолинской областей. Указанные два вида полевок составляют абсолютное большинство мышевидных грызунов открытых пространств в пределах всей этой территории. Лишь в годы депрессии упомянутых видов в лесостепной части Северо-Казахстанской области могут преобладать лесные и полевые мыши, не имеющие заметного хозяйственного значения.

Стационарные наблюдения проводились нами с 1948 по 1954 г. в окрестностях г. Щучинска Кокчетавской области и в Шортандинской сельскохозяйственной опытной станции Акмолинской области. Кроме того, за последние 4 года проводились широкие маршрутные обследования, охватывающие территорию всех трех отмеченных областей, а также отчасти Павлодарскую и Карагандинскую области.

Вся обследованная нами территория, по данным Л. Н. Соболева (1950), входит в состав степной зоны. Северная часть ее, которую в первом приближении можно ограничить пределами Северо-Казахстанской области, относится к подзоне средневлажных разнотравно-злаковых степей. Средняя часть, включающая территорию Кокчетав-

ской и север Акмолинской областей, входит в подзону умеренно сухих разнотравно-типчаково-ковыльных степей на южных черноземах. В пределах этих двух подзон встречаются островные березовые или сосновые леса, занимающие до 15% общей площади. Район Шортандинской опытной станции является крайней южной точкой умеренно сухих степей и находится на границе с подзоной сухих ковыльно-типчаковых степей.

Количество осадков, наименьшее в районе Шортандинской опытной станции (около 240 мм в год), несколько выше в средней части, в Кокчетавской области (около 270 мм), и еще выше в Северо-Казахстанской области (около 290 мм). Выпадение осадков, имеющих основное значение для вегетации растительности, крайне неравномерно. Оптимальные по влажности годы составляют не более 1/4 их общего числа. Чаще же наблюдаются годы с сильной сезонной или постоянной засухой, когда количество осадков снижается в два-три раза против наивысшего уровня. Естественно, что столь резкое изменение количества осадков, усугубленное еще противоположным ходом температур, очень сильно сказывается на вегетации растительности, вызывая резкое изменение кормовых и защитных условий для мышевидных грызунов.

Динамика численности полевок

1948 г. на всей отмеченной территории Северного Казахстана отличался очень сильной летне-осенней засухой, вызвавшей резкое угнетение растительности. Особенно сильная засуха наблюдалась в Шортандинском районе, где количество годовых осадков достигло минимального уровня за последние 20 лет.

Количество грызунов в этом году было всюду очень незначительным. При осеннем учете в окрестностях Щучинска в злаково-разнотравной степи насчитывалось не более 400 нор на 1 га, а на выгоне — всего лишь 38. Заселенность нор была очень низкой. Если в августе она составляла еще 6—8%, то в сентябре и октябре она снизилась до 1—2%. Несколько больше полевок было в стациях их переживания (луга, близ березовых колок, края посевов зерновых, понижения рельефа), где насчитывалось до 700—800 нор на 1 га. Низкая численность грызунов была и в окрестностях Шортандинской опытной станции.

1949 г. в пределах Кокчетавской и Северо-Казахстанской областей был также очень засушливым. Хотя общее количество осадков здесь было около нормы, но иссушение почвы в предыдущем году и недостаточность весенне-летних осадков вызвали очень сильное угнетение растительности и выгорание ее с самого начала периода вегетации, так что этот год был еще хуже предыдущего. В северной части Акмолинской области, в том числе в Шортандинском районе, количество осадков приближалось к максимуму, а распределение их по сезонам было очень благоприятным.

Численность полевок в окрестностях Щучинска была столь же низкой, как и в предыдущем году, но в окрестностях Шортандинской опытной станции она начала заметно возрастать, причем пеструшки вышли из стаций переживания и расселились почти равномерно по всей территории. К осени на посевах люцерны насчитывалось уже по 800—900 нор на 1 га против 100—200 весной этого года, а заселенность нор была очень высокой, как это видно из табл. 1. Отлов пеструшек ловушками также показал сильное увеличение их численности.

1950 г. был очень благоприятным для вегетации естественной и культурной растительности на всей обследованной территории. По Северо-Казахстанской и Кокчетавской областям количество осадков было близко к максимальному уровню, а распределение их по сезонам было очень хорошим. Сильные дожди прошли здесь ранней весной и затем регулярно выпадали в течение всего лета и начала осени. Середина и конец осени были теплыми и сухими. Это вызвало бурный рост растительности в течение всего теплого периода года. На севере Акмолинской области количество осадков было также значительно выше обычного или около нормы. Однако и в последнем случае, как это имело место в Шортандинском районе, развитие растительности шло очень хорошо вследствие обилия

Таблица 1

Количество нор на 1 га посевов многолетних трав Шортандинской опытной станции

Наименование трав и год их жизни	Период учета											
	1949 г.	1950 г.			1951 г.			1952 г.		1953 г.		1954 г.
	осень	весна	лето	осень	весна	лето	осень	весна	лето	лето	осень	осень
Второй участок												
Люцерна и злаки 1-го года жизни	858	—	—	815	—	—	—	—		70	625	—
„ „ 2-го „ „	—	255	705	1919	900	5040	13700		21	1280	2380	—
„ „ 3-го „ „	—	181	823	2203	560	6430	13000		270	1467	3948	—
„ „ 4-го „ „	—	140	665	1386	900	4100	8300		230	1260	2478	—
Третий участок												
Люцерна и злаки 1-го года жизни	780	—	—	860	—	—	—	—		700	1800	—
„ „ 2-го „ „	—	162	893	2498	1000	5430	—			332	492	925
„ „ 3-го „ „	—	248	820	2000	965	4900	—		24	800	1888	325
„ „ 4-го „ „	—	52	470	913	600	3870	—		124	1220	—	350
Средний процент обитаемых нор	44	27	56	39	30	16	10	—	25	43	18	22

снега зимой 1949/50 г. и выпадения больших весенне-летних дождей, т. е. благоприятного распределения осадков.

Улучшение кормовых условий не могло не отразиться на изменении численности грызунов, которая начала быстро возрастать и к осени достигла очень высоких пределов. Если в прошедшем году в разнотравной степи окрестностей Щучинска попадаемость стадных полевок в ловушки, расставленные через 5 м одна от другой, за сутки составляла 1,5—2%, то в июле этого года она возросла до 6%, а в октябре — до 20%. Аналогичное явление наблюдалось и в других местообитаниях. Одновременно повышалось и количество степных пеструшек, которые занимали наиболее ксерофильные стации — выгон, солонцы, редкотравные степи. В большом числе появились и полевки-экономки, переселившиеся из леса на открытые пространства.

Дальнейший рост числа пеструшек отмечался и в окрестностях Шортандинской опытной станции. Это наиболее хорошо видно по учету нор на посевах многолетних трав, проводившемуся постоянно на одних и тех же участках. Если весной здесь на 1 га насчитывалось около 200 нор, то к осени количество их возросло до 2 тыс. и выше, при одновременном увеличении заселенности нор (табл. 1).

1951 г. по всему северу Казахстана был вновь очень засушливым. Количество осадков было всюду близ минимального уровня, что весьма пагубно отразилось на состоянии естественной и культурной растительности.

Большое количество полевок на территории Северо-Казахстанской и Кокчетавской областей имелось уже ранней весной этого года. Даже в типчаковой степи и на выгонах насчитывалось до 3—3,5 тыс. нор на 1 га. В более благоприятных местообитаниях было до 5—7 тыс. нор на 1 га. Заселенность нор составляла 30—35%, а попадаемость полевок в ловушки, расставленные в ряд через 5 м одна от другой, при однократной проверке достигала за сутки 20—25%. В период снеготаяния наблюдались массовые переселения стадных полевок, сопровождавшиеся гибелью зверьков, вскоре прекратившейся.

В течение весны и начала лета продолжалось повсеместное увеличение численности грызунов, достигшее максимума в середине июля. На обширных площадях в это время насчитывалось по 3—6 тыс. нор на 1 га. В отдельных местообитаниях на 1 га было до 15 тыс. нор и более. Попадаемость стадных полевок в ловушки достигала 26% за сутки.

В конце лета количество полевок начало заметно убывать, чему способствовал сильный июльский ливень. Но августовское маршрутное обследование показало, что численность грызунов в это время была еще очень высокой на всей территории Северо-Казахстанской, Кокчетавской и севере Акмолинской областей. При этом на севере встречались лишь стадные полевки, на юге — степные пеструшки, а в средней части встречались оба вида полевок с преобладанием первого из них. Большое количество грызунов имелось и в октябре, когда в окрестностях Степняка насчитывалось до 15—20 тыс. нор на 1 га при 25—35% заселенности их, а попадаемость полевок в ловушки иногда была свыше 25%. Опыты по борьбе с обоими видами полевок в окрестностях Щучинска продолжались до конца октября.

Зима 1951/52 г. на всей территории была многоснежной и теплой, но без оттепелей и в этом отношении очень благоприятной для перезимовки грызунов. Но общее количество осадков в 1952 г. было всюду заметно ниже нормы или около нее. Последнее обстоятельство было вызвано выпадением сильных сентябрьских дождей, что могло отразиться лишь на осеннем росте растительности. Особенно мало осадков было в Шортандинском районе. В результате сильной весенне-летней засухи развитие растительности было столь же плохим, как и в предыдущем году.

Широкое весеннее обследование показало, что на всей территории мышевидные грызуны в течение зимне-весеннего периода практически

полностью вымерли, сохранившись лишь в стациях переживания. Летом их было столь же мало, и даже на посевах люцерны Шортандинской опытной станции осенью норы или вовсе не встречались, или их насчитывалось не более 100 шт. на 1 га.

1953 г. был довольно благоприятным. Большой запас влаги в почве с осени предыдущего года и достаточное количество осадков в первой половине года привели к хорошему развитию трав и высокому урожаю хлебов на территории Акмолинской и южной части Кокчетавской областей. В восточной части Кокчетавской области осадков было еще больше. В Северо-Казахстанской области количество осадков было около нормы,

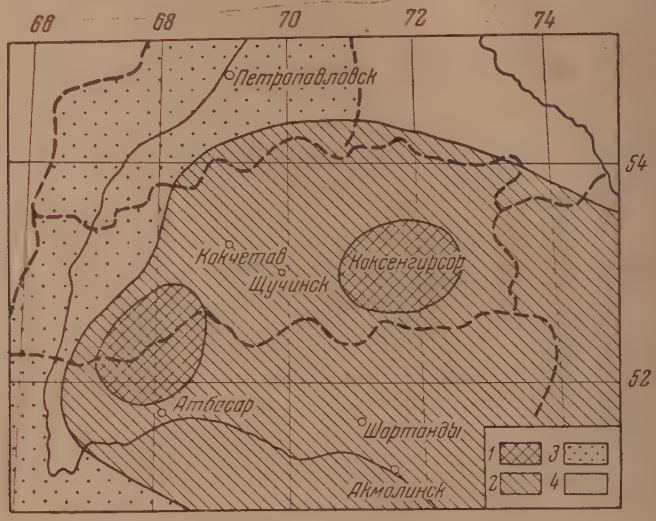


Рис. 1. Численность полевок осенью 1953 г.

1—высокая, *2*—средняя, *3*—низкая, *4*—очень низкая

а на севере Кокчетавской области (Кокчетавский и Келлеровский районы) наблюдалась весьма сильная засуха.

В этом году на всей территории Акмолинской и Кокчетавской областей отмечалось повышение численности только степных пеструшек. Особенно большое количество этих грызунов было в Молотовском и Атбасарском районах Акмолинской области и в смежном с ними Арык-Балыкском районе Кокчетавской области, где во время осеннего обследования насчитывалось до 8—12 тыс. нор на 1 га. Здесь же встречались и массовые повреждения посевов зерновых. Высокая численность пеструшек наблюдалась и в восточной части Кокчетавской области (урочище Коксенгирсор). Несколько меньше грызунов было на всей остальной территории Акмолинской области, где обычно насчитывалось около 2 тыс. нор на 1 га. Еще меньше их было на севере Кокчетавской области, как это видно на рис. 1.

Осень 1953 г. была ранней, а зима холодной. Но сильные зимние морозы неоднократно прерывались столь же сильными потеплениями, в результате чего дни с положительной температурой воздуха имелись в любые зимние месяцы. Это привело к неоднократно повторяющемуся образованию гололеда, особенно сильно выраженному на юге, где в начале зимы после выпадения снега проходили дожди. Весна 1954 г. была всюду поздней, затяжной и сырой, лето умеренно влажным и теплым, а осень теплой и продолжительной. В результате на всей территории Акмолинской и юге Кокчетавской областей наблюдалось очень бурное развитие

естественных трав и посевов. В северной части обследованной территории наблюдалась очень сильная летняя засуха. В Северо-Казахстанской области она вызвала значительное угнетение естественной растительности, а на севере и востоке Кокчетавской области — лишь сильное выгорание ее в начале лета.

В связи с размножением грызунов в 1954 г. было сделано весеннее и осеннее обследование. Первое из них показало, что в течение зимы произошло полное вымирание пеструшек в западном очаге их высокой численности. Сильное вымирание грызунов отмечалось и на остальной части Акмолинской области. Менее заметное (очаговое) вымирание пеструшек

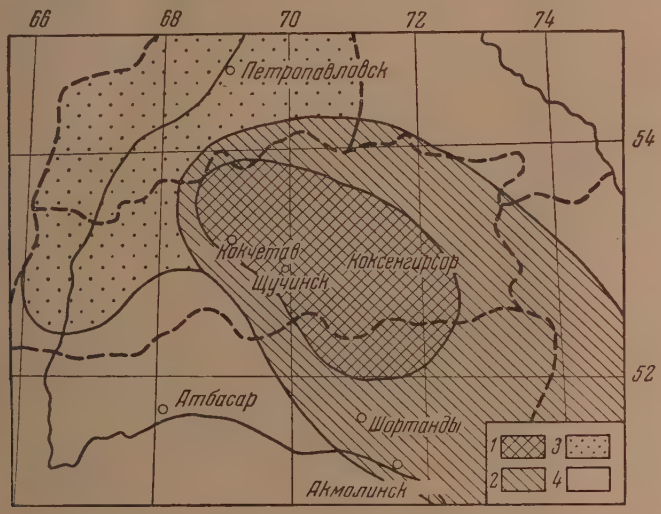


Рис. 2. Численность полевок осенью 1954 г.

Обозначения те же, что на рис. 1

происходило на востоке Кокчетавской области, где оно продолжалось до середины мая.

В весенне-летний период высокая численность пеструшек вновь восстановилась на востоке Кокчетавской области, где теперь имелся очаг массового размножения, и значительно возросла в северо-восточной части Акмолинской области и на остальной части Кокчетавской области, за исключением западных лесостепных районов (рис. 2). На территории Северо-Казахстанской области численность полевок существенно не изменилась.

Обзор литературных материалов и опрос местных жителей приводят к выводу, что сходная картина изменения численности грызунов в Северном Казахстане имелась и в предшествующий период. Ценность литературных материалов в этом случае была тем более велика, что в ряде мест велись систематические наблюдения. Некоторый материал получен и при обзоре пушнозаготовок.

Одно из наиболее давних размножений грызунов, по указанию Б. С. Виноградова (1934) и по опросам местных жителей, имело место в 1919—1920 гг. В 1926 и 1929 гг. В. Н. Белов (1930) наблюдал размножения грызунов, сопровождавшиеся большим повреждением посевов. По отчетам Чаглинского наблюдательного пункта Петропавловской СТАЗР, по сообщению Н. В. Башениной (1947) и опросам местных жителей, множество грызунов наблюдалось в 1933 г. Большое количество их было в 1938—1939 и 1946—1947 гг., о чем свидетельствуют данные сельскохозяйственных органов и опрос лиц, занимавшихся борьбой с вредителями сельскохозяйственных культур, а также обзор пушнозаготовок.

Графически изобразив изменение численности мышевидных грызунов и колебание годовых сумм осадков около многолетней средней (рис. 3), мы не можем не отметить, что между указанными кривыми имеется явная

зависимость. Повышение численности грызунов во всех случаях начиналось в год с повышенным количеством осадков и достигало своего максимума на следующий, обычно засушливый, год, в конце которого и происходило вымирание грызунов. Указанное явление относится и к размножению 1919—1920 гг., которое из-за отсутствия метеорологических данных

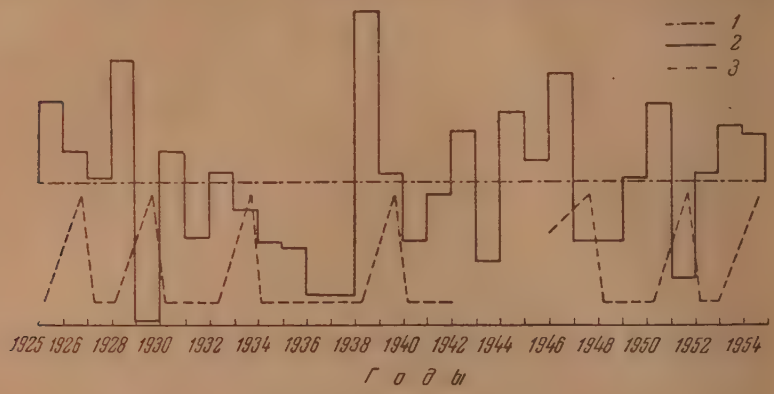


Рис. 3. Зависимость изменения численности полевок от погодных условий в Кокчетавской области

1—многолетняя средняя годовых осадков, 2—колебание годовых сумм осадков около многолетней средней, 3—изменение численности полевок

не учтено в графике, хотя достоверно известно, что 1919 г. был здесь очень сырым и урожайным, а 1920 — засушливым. Кстати отметим, что 1930 г. в Кокчетавской области был очень засушливым, так как большое количество осадков (100 мм) выпало лишь во второй половине августа. То же самое относится и к 1939 г. В 1942 г., по данным Шортандинской метеостанции, была также сильная летняя засуха. Количество осадков в мае и июне составило всего лишь 30 мм.

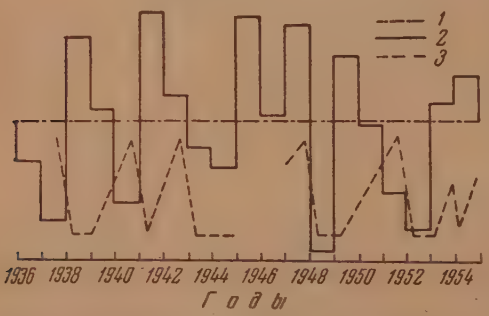


Рис. 4. Зависимость изменения численности полевок от погодных условий на Шортандинской опытной станции

Обозначения те же, что на рис. 3

Таким образом, хотя массовое размножение грызунов приходится и на засушливый год, но это размножение следует рассматривать как результат накопления грызунов в предыдущем, оптимальном по влажности и благоприятном в кормовом отношении году и хорошей переживаемости их в зимне-весенний период. В случае, если имелось два благоприятных года подряд, подъем численности грызунов мог продолжаться и в течение 3 лет, как это наблюдалось в Шортанде в 1949—1951 гг. Однако мы не видим ни одного случая, когда размножение начиналось в засушливый год и продолжалось в последующие засушливые годы. Поэтому мнение В. Н. Белова и А. Н. Формозова о благоприятном влиянии засушливых лет на размножение мышевидных грызунов является ошибочным и объясняется недоучетом влияния предыдущих влажных лет, вызывающих эти размножения. Такое «последействие» благоприятных условий наблюдалось в природе, например, А. А. Першаковым (1939).

Аналогичны данные и по Шортандинской опытной стации (рис. 4).

Факторы размножения

Как известно, динамика численности грызунов является результатом взаимодействия двух групп основных факторов — факторов размножения, в узком смысле этого слова, и факторов смертности. Анализ первых из них вполне возможен на основании полученных нами материалов, приведенных в табл. 2. Данные этой таблицы за 1949—1950 гг. относятся главным образом к Шортандинской опытной станции, а последующие данные — к окрестностям г. Щучинска.

Таблица 2

Количество размножающихся (беременных и кормящих) самок и среднее число эмбрионов на одну беременную самку

Месяц	Колич. размножающихся самок в % от общего числа половозрелых							Средн. число эмбрионов на 1 беременную самку						
	1949 г.	1950 г.	1951 г.	1952 г.	1953 г.	1954 г.	Среднее	1949 г.	1950 г.	1951 г.	1952 г.	1953 г.	1954 г.	Среднее
Степная пеструшка														
Апрель	67	—	—		88	—	78	9,5	—	—		8,4	—	9,0
Май	100	100	100		100	89	98	6,5	7,3	6,4		5,4	8,2	6,0
Июнь	100	—	100		100	92	98	5,1	—	4,5		6,9	6,8	5,8
Июль	—	90	60		89	88	82	—	4,1	4,8		5,5	5,4	5,8
Август	75	—	50		94	77	74	4,0	—	4,0		4,7	4,5	4,3
Сентябрь	—	78	0		77	87	60	—	4,2	—		4,3	3,7	4,1
Октябрь	(100)*	—	0		74	81	52	(5)	—	—		3,8	3,5	3,6
Стадная полевка														
Апрель	100	—	97	—	—	—	—	8,0	—	7,9	—	(5)	—	8,0
Май	100	95	100	100	100	100	100	(12)	8,7	8,6	6,8	8,3	9,3	8,3
Июнь	—	100	100	80	89	90	92	—	7,6	7,8	6,4	7,8	9,7	7,9
Июль	100	100	42	79	100	100	87	9,0	7,3	7,0	5,8	8,5	8,2	7,6
Август	100	—	0	81	100	89	74	—	—	—	5,0	8,0	6,2	6,4
Сентябрь	—	—	0	—	100	100	—	—	—	—	—	5,7	7,0	6,3

* В скобки взяты показатели, основанные на малом числе случаев и не принятые во внимание при вычислении средней величины.

Из этих материалов прежде всего видно, что подъем численности степных пеструшек в 1953—1954 гг. сопровождался усилением темпов размножения. Лучше всего это заметно по увеличению выводка: количество эмбрионов с мая по август включительно было на 10—20% выше среднего. Заметное снижение числа эмбрионов в мае 1953 г. было вызвано не снижением плодовитости, а массовым созреванием молодняка первого весеннего выводка.

Усиление темпов размножения по сравнению с 1951 г. было видно и по числу размножающихся половозрелых самок. Некоторое снижение числа размножающихся самок в мае 1954 г. было вызвано поздним наступлением весны, вследствие чего самки в начале этого месяца еще не успели приступить к размножению.

Аналогичное повышение темпов размножения стадных полевок и степных пеструшек было отмечено и в 1949—1950 гг., хотя оно было выражено менее ясно, что объясняется, видимо, недостаточностью материалов.

Нужно, однако, иметь в виду, что усиление плодовитости не всегда приводит к повышению численности полевок. Например, в 1953—1954 гг. усиление плодовитости стадных полевок было выражено очень ярко. Это видно и по увеличению числа эмбрионов, достигшего особенно высокого уровня весной 1954 г., и по длительности сезона размножения, и по количеству размножающихся самок. Несмотря на все это, численность стадных полевок почти не повысилась даже в стациях переживания, а за пределами их зверьки не встречались вовсе. Причина этого заключалась или в отсутствии благоприятных условий за пределами стаций переживания, или в конкуренции со стороны сильно размножившихся степных пеструшек. Скорее всего, эти причины действовали совместно.

Итак, в сырые, благоприятные для развития растительности годы происходит повышение плодовитости того и другого вида полевок. Улучшение кормовых условий повышает также упитанность зверьков и улучшает их общее физиологическое состояние, что, наряду с обилием зимних кормов, способствует лучшему переживанию грызунов в зимне-весенний период. В результате весною следующего за влажным года, если только зимой не было резко отрицательных метеорологических явлений, как раз и наблюдается наилучшее состояние популяции. Например, в апреле и мае 1950, 1951 и 1954 гг. средний вес взрослых зверьков обоих видов был на 30—50% выше, чем в соответствующий период 1949, 1952 и 1953 гг., как это видно из табл. 3.

Таблица 3

Средний вес степных пеструшек и стадных полевок ранневесенней популяции

Год	Степные пеструшки		Стадные полевки	
	самцы	самки	самцы	самки
	Вес в г			
1949	21	17	30	21
1950	30	27	40	31
1951	28	25	40	30
1952	—	—	30	23
1953	26	21	27	25
1954	33	28	38	38

Ухудшение условий существования, напротив, приводит к ухудшению состояния грызунов. Как видно из табл. 2, размножение обоих видов полевок в засушливом 1951 г. в июле и августе резко сократилось, а в дальнейшем и вовсе прекратилось. Наряду с этим происходило снижение плодовитости и по числу эмбрионов. Молодняк летнего приплода до зимы оставался неполовозрелым.

В 1952 г. полевки сохранились лишь в стациях переживания. Однако и здесь, несмотря на казалось бы благоприятные условия существования, плодовитость стадных полевок в течение всего весенне-летнего периода была исключительно низкой. Количество эмбрионов за это время составляло всего лишь от 63 до 78% соответствующих величин в оптимальные годы. Вместе с тем увеличилось и число яловых самок. Для полноты характеристики ухудшения жизненных свойств популяции обоих видов полевок следует добавить, что средний вес взрослых зверьков весной 1952 и 1953 гг. составлял всего лишь от 66 до 75% их веса весной 1954 г.

Наглядное представление о мощном влиянии кормовых условий можно получить и из наблюдений 1954 г. Метеорологические показатели этого года в окрестностях Щучинска были очень благоприятны, и интенсив-

ность размножения пеструшек, как это видно из табл. 2, была здесь очень велика. Иначе дело обстояло в урочище Коксенгирсор, отстоящем всего лишь на 100 км к востоку от Щучинска. Летняя засуха привела здесь к выгоранию степной растительности, влагосодержание наземных частей которой в середине июля составляло только 22%. Влагосодержание наземных частей пшеницы и проса, находившихся в фазе налива, составляло соответственно 60 и 80%. Столь различные условия питания, естественно, не могли не отразиться на плодовитости грызунов.

Интенсивность размножения пеструшек в Коксенгирсоре в мае была столь же высокой, как и в Щучинске. Однако июльские наблюдения показали почти полную приостановку размножения этих грызунов в степи. Из 22 взрослых и 31 полувзрослой собранных вслед за пахотой самок лишь четыре были кормящими и одна (полувзрослая) — с одним эмбрионом на первой стадии развития. Октябрьский отлов и раскопки вполне подтвердили эти данные. Из девяти взрослых и 39 полувзрослых самок не было ни одной кормящей или беременной, а молодые зверьки полностью отсутствовали. Таким образом, взрослые пеструшки весной и в начале лета принесли лишь по два выводка, молодые первого весеннего приплода — только по одному, а молодые второго весеннего приплода остались неполовозрелыми.

Совершенно по-иному шло размножение пеструшек на соседнем посеве зерновых. Здесь в июле было поймано 14 взрослых и 19 полувзрослых самок, из них 13 были беременными и девять — кормящими, т. е. 88% общего числа половозрелых самок принимало участие в размножении, что в точности совпадало с показателями их размножения в окрестностях Щучинска. Средний вес взрослых и полувзрослых зверьков на посеве был также заметно выше, чем в степи.

Аналогичный пример наблюдался и в Щучинске. Зимою 1953/54 г. здесь происходило подснежное размножение степных пеструшек и джунгарских хомячков, что само по себе свидетельствовало о положительном влиянии предшествующих благоприятных условий существования. Однако важно то, что размножение пеструшек на огороде с остатками отходов капусты и невыкопанной свеклы и на выгоне (в полыннике) шло с различной интенсивностью. Если у самок, обитающих на выгоне, число послеродовых пятен последней зимней генерации составляло в среднем 3,6, то у самок, обитающих на огороде, оно было вдвое выше, составляя 7,7. Количество взрослых размножавшихся самок в том и другом местообитаниях составляло соответственно 53 и 70%. Средний вес взрослых зверьков в период снеготаяния на огороде равнялся 32,5 г, а на выгоне он был на 30% ниже, составляя всего лишь 22,3 г. То же самое наблюдалось и в отношении веса полувзрослых зверьков.

Итак, изменение внешних, главным образом кормовых, условий сильно отражается на состоянии грызунов. Оно вызывает изменение плодовитости полевок в различных местообитаниях в течение одного и того же периода года и в пределах одних и тех же местообитаний — в различные годы. Однако следует отметить, что реальные отличия плодовитости полевок под влиянием кормовых и прочих условий существования в различные годы проявляются гораздо более сильно, чем это можно видеть по результатам наблюдения. В годы депрессий мы имеем возможность наблюдать плодовитость грызунов лишь в наиболее благоприятных условиях стаций переживания, а в остальные годы — в средних условиях их существования на большой территории. Естественно, что разница в плодовитости зверьков в этих случаях бывает не так уж велика.

Для правильного представления о реальной плодовитости грызунов в различные годы за пределами стаций переживания нужно было бы исследовать зверьков и в годы депрессий, но они здесь в это время практически полностью отсутствуют. Однако очень раннее и полное прекращение размножения грызунов в подобных местообитаниях видно хотя бы на

примере наблюдений в степи восточной части Кокчетавской области в 1954 г., о чем было только что сказано.

Забегая несколько вперед, отметим, что косвенное и прямое влияние метеорологических факторов вызывает соответствующее изменение численности грызунов не только посредством изменения их плодовитости, но и путем изменения выживаемости молодых и даже взрослых зверьков. Этот последний вопрос в природных условиях почти не изучен. Весьма распространенным является мнение, что численность грызунов в обычные годы полностью контролируется хищниками (Калабухов, 1935). Не отрицая известной роли хищников, мы полагаем, что гораздо более сильное действие в этом случае оказывает прямое влияние таких факторов, как влагосодержание и обилие корма, высокая температура и т. п., которые приводят или к повышенной смертности молодняка или к повышенной его выживаемости. Доводы в пользу этого мнения можно видеть и в экспериментальных исследованиях И. Я. Полякова (1950), и в полевых наблюдениях. Например, в засушливом 1952 г. наблюдалось ухудшение развития и истощение молодых и взрослых зверьков, резкое усиление активности полевок под влиянием недостатка кормов или ухудшения их качества (Крыльцов, 1954). При крайней напряженности этих факторов, что, несомненно, наблюдается в годы депрессий за пределами стаций переживания, происходит гибель грызунов и при отсутствии хищников и эпизоотий, роль которых более подробно будет рассмотрена ниже.

Факторы смертности

В пределах Северного Казахстана проявляется общая картина количественного изменения хищников: размножение грызунов сопровождается увеличением численности хищников. В годы депрессий грызунов основные истребители полевок — луни встречаются очень редко. За день удается видеть не более 1—2 экз., даже в том случае, когда на автомобиле в течение дня проезжаешь до 100—150 км, как это имело место в конце лета 1952 г. В годы пика численности грызунов количество луней резко возрастает. Например, осенью 1951 г. при поездке на автомобиле в окрестностях Щучинска на 1 км пути встречалось в среднем около одного луня. В Шортандинской опытной станции в это время в поле зрения бывало одновременно до восьми луней. Особенно много луней было осенью 1953 г. в Молотовском районе Акмолинской области, в очаге наивысшей численности степных пеструшек. Здесь при поездке на машине в вечернее время на 18 км пути был насчитан 91 лунь. Нужно также иметь в виду, что при обилии грызунов на питание ими переключаются и другие птицы — пустельги, чайки, вороны и т. п. Одновременно повышается и число ночных пернатых хищников.

Примерно таким же образом изменяется и численность хищных зверей, из которых основную роль играют лисы, так как хорь, ласка и горностай здесь встречаются довольно редко. Это можно видеть хотя бы по ходу пушнозаготовок.

Однако при оценке роли хищников следует иметь в виду то обстоятельство, что количество грызунов в теплый период в годы их размножений продолжает либо возрастать, либо удерживаться на довольно высоком уровне до самой зимы, как это наблюдалось, например, в 1951, 1953 и 1954 гг. Следовательно, в эти годы пернатые и четвероногие хищники, несмотря на их обилие, не могут сколько-либо заметно снизить численность грызунов, даже при условии прекращения их размножения, как это имело место в Коксенгирсоре в 1954 году.

Наши наблюдения, так же как и сообщение В. Н. Белова (1930), показывают, что снижение численности грызунов происходит в зимне-весенний период под действием эпизоотий и инвазий или под влиянием прямого действия метеорологических факторов. Эти причины и при отсут-

ствии хищников приводят к полной гибели грызунов за пределами стаций их переживания.

Что касается причин возникновения и силы проявления эпизоотий, то в этом отношении решающее значение имеет состояние популяции, определяемое предшествующим влиянием метеорологических факторов, сказывающимся в основном через изменение условий питания. Среди эпидемиологов господствует мнение, что эпизоотии среди грызунов имеются постоянно, но проявляют свое пагубное влияние лишь при ослаблении зверьков, например, в зимнее время (Кучерук и Дунаева, 1948). Наблюдения показывают, что при благоприятных условиях полевки могут не вымирать и при наличии очень высокой численности и, напротив, при ухудшении условий существования эпизоотии могут возникать и сильно проявляться при менее высокой численности грызунов даже в летне-осенний период, как это отмечалось, например, Ю. Н. Климовым (1930). Экспериментальные исследования И. Я. Полякова (1950) и С. Г. Пегельман (1951) вполне подтверждают роль условий питания в проявлении действия инфекции.

Известные предпосылки вымирания грызунов заключаются уже в самой высокой численности их в годы размножений. Однако это обстоятельство проявляется не только путем распространения эпизоотий и инвазий, но и через ухудшение условий питания, связанное с перенаселением и влекущее за собой ослабление грызунов, как это отмечалось Н. П. Наумовым (1948). Иллюстрацией последнего факта может служить и наш невольный эксперимент в природной обстановке. Весной 1954 г. в Коксенгирсоре на площади около 10 га было проведено опыливание растительности арсенитом кальция, в результате чего наблюдалась полная гибель пеструшек. В июле количество грызунов здесь было довольно велико, а в октябре эти участки по численности зверьков уже не отличались от соседней неотработанной площади, с которой они были сходны и по состоянию растительности.

Это повышение численности пеструшек не вызвало никакого недоумения, так как оно вполне могло произойти в результате переселения грызунов. Однако в действительности эта причина не являлась единственной. Как уже указывалось выше, размножение пеструшек в степной части здесь прекратилось еще в июле. Среди 94 полевок, пойманных и выкопанных в октябре на неотработанных участках, размножающихся или молодых зверьков не обнаружено. В это же время из 88 зверьков, пойманных на затравленных весною участках, 36 оказались молодыми, а из 14 взрослых самок две оказались беременными и две кормящими. Таким образом, 30% взрослых самок участвовало в размножении, а 45% популяции составляли молодые зверьки. Последнее свидетельствовало о еще более сильном темпе размножения здесь пеструшек в течение предшествующего периода времени. Средний вес взрослых самок в октябре здесь был тоже выше, составляя 18,5 г против 16,5 г у самок, обитавших на неотработанных участках. Следовательно, восстановление численности пеструшек шло не только за счет переселения сюда других грызунов, но и за счет усиления интенсивности их размножения. Молодые зверьки, переселившиеся сюда весной, нашли здесь уже готовые норы и не встретили конкуренции со стороны взрослых пеструшек. Это и обусловило их лучшее развитие и упитанность и вызвало усиление плодовитости. В других же местах молодые зверьки занимали лишь свободные, худшие в кормовом отношении участки и с самого начала лета вызвали перенаселенность мест обитания. Таким образом, при одинаковом состоянии растительности и всех прочих условий существования может изменяться обеспеченность грызунов кормом, непосредственно отражающаяся на состоянии и плодовитости зверьков.

Учитывая все отмеченные выше факторы смертности, отметим, что вымирание грызунов после достижения ими высокой численности в за-

сушливые годы, которые приводят к ухудшению состояния популяции и приостановке размножения, является вполне естественным. Оно и наблюдалось зимой 1951/52 г. и оно, несомненно, будет иметь место в очаге высокой численности пеструшек в 1954 г., где размножение грызунов прекратилось еще в начале лета[1]. Однако вымирание степных пеструшек зимой 1953/54 г. явилось «насильственным» и было вызвано необычайно сильным гололедом.

Нельзя не отметить и губительного влияния ливней. В ночь с 17 на 18 июля 1951 г. прошел сильный грозовой дождь, во время которого выпало 36 мм осадков. Уже на другой день на поверхности почвы стали встречаться трупы грызунов. Как раз в это время нами проводились опыты по затравливанию полевок. В результате прикопки нор на контрольных участках было установлено, что гибель стадных полевок и степных пеструшек под влиянием ливня составила на посеве озимой ржи от 7 до 33%, на пырейной залежи — от 43 до 53%, на пырейно-бурьянистой редкотравной залежи — от 73 до 75% и на злаково-полынной целине — 62%. Этот ливень и послужил основной причиной летнего снижения численности полевок. Оставшиеся после него в живых зверьки сохранились уже до зимы. Аналогичная, но менее значительная гибель пеструшек от ливня наблюдалась осенью 1954 г. в Коксенгирсоре.

Вместе с тем следует отметить, что ливни такой силы оказывают свое губительное влияние только на ослабленную популяцию полевок, как это имело место в 1951 и 1954 гг. Гибель их от ливней в другое время наблюдается очень редко и лишь в пониженных местах, несмотря на то, что численность грызунов в это время может быть очень высокой, а ливни — более сильными.

Заключение

Изложенный выше материал позволяет разделить все факторы, влияющие на изменение численности грызунов, на две категории: систематические и случайные. К первым из них относятся такие факторы, которые наблюдаются постоянно или возникают при достижении определенного уровня численности грызунов. Примером их является косвенное и прямое влияние обычных метеорологических факторов, а также эпизоотии, инвазии, хищники и перенаселенность мест обитания, обязательно возникающие при достижении большой плотности поселений зверьков. Ко вторым можно отнести ливень, весенние талые воды и с некоторой оговоркой — гололед. Действие этих факторов имеет в основном случайный, катастрофический характер, вследствие чего предусмотреть их заранее весьма трудно. Систематические факторы тоже далеко не одинаковы по степени важности. Их в свою очередь можно разделить на ведущие и сопутствующие. Действие первых приводит к нарастанию численности, в результате чего уже возможно возникновение или проявление факторов сопутствующих. Однако действие ведущих факторов не только, так сказать, автоматически вызывает вступление в действие факторов сопутствующих, но и создает условия для той или иной степени интенсивности действия сопутствующих факторов, в результате чего они иногда могут привести к полному вымиранию грызунов, а в другое время даже не в силах вызвать сколько-либо заметного изменения их численности. Одним из таких основных ведущих факторов, вызывающих размножение полевок в пределах Северного Казахстана, является повышенное количество осадков, обусловливающих хорошее развитие растительности и обеспеченность полевок свежим кормом в течение всего теплого периода года и даже зимой. Этим мы вовсе не хотим умалить значение других факторов. Вполне справедливы, например, указания Н. П. Наумова (1937) и И. Я. По-

[1] Весеннее обследование 1955 г. вполне подтвердило это.

лякова (1948) о том, что при чрезмерно малой численности грызунов благоприятные погодные условия не приведут к массовому размножению. Это и наблюдалось в западной части Акмолинской и Кокчетавской областей в сырой 1954 год после почти полной зимней гибели степных пеструшек.

Все это не позволяет согласиться с указанием Н. В. Башениной (1947), отмечающей, что «выдвижение какого-либо одного фактора (будь то урожай кормов, метеорологические условия, автоматическое регулирование, эпизоотии и т. п.) в качестве главной, а иногда и единственной решающей причины колебаний численности, без учета комплексного действия всех факторов, особенностей каждой географической зоны и специализации ее доминантных видов, будет одинаковой ошибкой». Такое отрицание наличия главных и второстепенных причин колебания численности грызунов является неправильным, хотя бы оно и было направлено к учету комплексного действия «всех» факторов. Нельзя, конечно, изменение численности грызунов объяснять действием только одной, хотя бы и очень важной причины. Это будет упрощением. На самом деле этот процесс является очень сложным, и здесь предстоит выяснить еще очень многое. Но тем не менее нельзя отрицать и разнозначимости причин изменения численности полевок. Это будет таким же упрощением. В действительности различные причины далеко не одинаковы по своему значению, и выделение наиболее важных из них не только возможно, но и необходимо.

Выводы

1. В зоне умеренно сухих и средневлажных степей Северного Казахстана массовые размножения полевок возникают в годы с повышенным количеством осадков, оптимальные для вегетации растительности и благоприятные для жизни грызунов в смысле кормовых и защитных условий.

2. В эти годы не только повышаются плодовитость и выживаемость полевок, но, главное, и создаются благоприятные для жизни грызунов условия на большой площади за пределами стаций переживания.

3. Высокая переживаемость полевок в зимне-весенний период и подснежное размножение их приводят к созданию многочисленного и широко распространенного весеннего стада производителей, которые даже при непродолжительном размножении способны обеспечить большой прирост численности. В эти годы грызуны переселяются на посевы и наносят им серьезный вред, вследствие чего становятся значительно более заметными.

4. Неблагоприятные засушливые условия начинают сказываться уже в год пика численности полевок, проявляясь с особой силой в начале лета и позднее; на большей части территории они приводят к прекращению размножения грызунов и понижению их стойкости против заболеваний и неблагоприятных погодных явлений зимне-весеннего периода. Это приводит к полному вымиранию полевок, которые на следующий год сохраняются лишь в стациях переживания.

5. Большую роль в снижении численности полевок в период их размножения играют эпизоотии, инвазии и хищники.

6. Особенно сильно влияние гололеда, который может вызвать повсеместную гибель грызунов и после благоприятных для размножения годов. Менее значительна роль ливней и весенних талых вод, оказывающих губительное влияние обычно на ослабленные популяции грызунов.

7. Исходя из отмеченных общих закономерностей зависимости размножения полевок от погодных условий, возможно делать прогнозы повышения их численности, которая достигает наибольшей величины после оптимальных по влажности годов.

Литература

Башенина Н. В., 1947. Движение численности мелких грызунов за 1936—1943 гг., Фауна и экол. грызунов, вып. 2, изд. МОИП.

Белов В. Н., 1930. Обзор грызунов Северного Казахстана, Тр. по защите раст. Сибири, т. 1 (8), Новосибирск.

Беляев А. М., 1948. Вредные грызуны в Казахстане и меры борьбы с ними, Алма-Ата.

Виноградов Б. С., 1934. Материалы по динамике фауны мышевидных грызунов СССР, Л.

Калабухов Н. И., 1935. Закономерности массового размножения мышевидных грызунов, Зоол. журн., т. XIV, вып. 2.

Климов Ю. Н., 1930. К вопросу о массовой гибели полевок Microtus (Stenocranius) gregalis Pall. в б. Красноярском округе, Изв. Сибирск. краев. станции защиты раст. от вредит., вып. 1, № 4, Новосибирск.

Крыльцов А. И., 1954. О суточной активности стадной полевки и степной пеструшки в Северном Казахстане, Зоол. журн., т. XXXIII, вып. 1.

Кучерук В. В. и Дунаева Т. Н., 1948. Материалы по динамике численности полевки Брандта, Фауна и экол. грызунов, изд. МОИП, М.

Наумов Н. П., 1937. О сравнительной интенсивности размножения и гибели серой полевки (Microtus arvalis Pall.) и степной пеструшки (Lagurus lagurus Pall.), Зоол. журн., т. XVI, вып. 2.— 1948. Очерки сравнительной экологии мышевидных грызунов, М.— 1953. Динамика численности обыкновенной полевки (Microtus arvalis Pall.) и методы ее прогнозов в средней полосе СССР, Зоол. журн., т. XXXII, вып. 2.

Наумов Н. П., Дукельская Н. М. и Домбровский В. В., 1951. Новые методы борьбы с обыкновенными полевками, Зоол. журн., т. XXX, вып. 5.

Пегельман С. Г., 1951. Экспериментальное изучение восприимчивости серых полевок к заражению культурами мышеубивающих бактерий (автореф. дисс.), Л.

Першаков А. А., 1939. Биоценозный метод борьбы с лесными грызунами, Сб. тр. Поволжск. лесотехн. ин-та, вып. 2.

Поляков И. Я., 1948. Мышевидные грызуны — вредители сельского хозяйства и борьба с ними, М.— 1950. Теоретические основы прогнозов численности мышевидных грызунов и мероприятия по предотвращению их вредности в Европейской части СССР и Закавказье (автореф. дисс.), Л.

Свириденко П. А., 1934. Размножение и гибель мышевидных грызунов, Л.

Соболев Л. Н., 1950. Растительность и почвы как элемент ее местообитания. Физико-географическое районирование, Сб. «Казахстан», Изд-во АН СССР.

Формозов А. Н., 1950. Животный мир, Сб. «Казахстан», Изд-во АН СССР.

ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ
ТОМ XXXIV 1955 ВЫП. 4

О ЗООЛОГИЧЕСКИХ РАБОТАХ В РУМЫНСКОЙ НАРОДНОЙ РЕСПУБЛИКЕ

К. В. СКУФЬИН

Во время моего пребывания в демократической Румынии в течение нескольких месяцев у меня накопились некоторые сведения и впечатления о состоянии зоологии в этой стране, которыми я хотел бы поделиться с читателями «Зоологического журнала», не претендуя в какой-либо степени на полноту изложения.

При оценке современного состояния зоологии, как и любой другой науки в Румынской республике, следует иметь в виду, что в прошлом, при реакционном буржуазном строе, научная деятельность в этой стране имела ограниченный характер, не планировалась, выполнялась разрозненно, индивидуально. В то же время в стране работали отдельные выдающиеся ученые-зоологи, такие, как И. Борча, П. Бужор, Г. Антипа, деятельность которых оставила след не только в отечественной науке, но и далеко за пределами страны. Однако в условиях реакционного общественного строя зоология развивалась слабо. Другое положение создалось после победы нового общественного строя. Открылось много новых вузов и научно-исследовательских институтов, значительно возросло количество зоологов в стране, в науку пришло много молодежи. Университеты перешли на более углубленную подготовку специалистов, расширились контингенты аспирантуры. Часть молодежи обучается также в Советском Союзе. Стремление участвовать в социалистическом строительстве увлекло румынских зоологов на путь развернутого исследования фауны своей страны. Научная деятельность стала приобретать плановые формы и все более связываться с потребностями практики.

Природные условия страны весьма разнообразны и благоприятны для зоологических исследований. Здесь и высокие горы с широколиственными и темнохвойными лесами, скалистыми пиками, альпийскими лугами, быстрыми реками, текущими местами в отвесных ущельях с темными выходами гротов и пещер, здесь и обширные равнины, то цветущие, то сравнительно засушливые, степные. Характерны также холмистые плато с виноградниками и рощами, с аллеями могучих столетних деревьев по дорогам. Здесь и широкая долина Дуная с дельтой, и многочисленные разнообразные пресноводные и соленые озера как горные, так и низменные, и, наконец, просторы Черного моря на востоке страны. Разнообразен культурный ландшафт — от крошечных полей еле вызревающего за лето ячменя высоко в горах до обширных посевов пшеницы, кукурузы, риса, хлопчатника и винограда, в размахе которых отражается развитие коллективных форм земледелия. В ряде городов страны имеются крупные парки с разнообразной дендрофлорой. Так, парк в Сибиу тянется на 12 км. Большие парки в Бухаресте, Клуже, Тимишоре, как правило, с искусственными озерами. В сельской местности устраиваются новые пруды. Крупное водохранилище сооружается в долине р. Биказа.

Фауна Румынии, сложившаяся из различных фаунистических типов, разнообразна, а местами и обильна. В горах обитают серны, дикие козы, кабаны, карпатские олени, крупные медведи, дикие коты, рыси, много лис,

зайцев и белок. На равнинах встречаются фазаны и куропатки, дрофы и перепела, местами много диких кроликов и голубей. В болотистых просторах дельты Дуная — обилие водоплавающей птицы: диких гусей и уток, лебедей, пеликанов, цапель, много бакланов. Добываемая дичь имеет также определенное народнохозяйственное значение. Так, в Румынии в последнее время заготовляется большое количество тушек битых зайцев, а также шкурок хорьков и норок. Промысловое значение имеют также лисы и кабаны. Ежегодно истребляется около 3000 волков и несколько тысяч бакланов; последние, как известно, пожирают большие количества рыбы. На питание населения идут многие сотни тысяч диких уток и гусей, перепелок, голубей и фазанов. Охотничьи общества ставят своей задачей вовлечение в охотничий спорт широких слоев трудящихся. Еще большее значение имеет использование рыбных ресурсов Дуная и Черного моря. Летом прошлого года впервые в Румынии флотилией сейнеров освоен траловый лов с использованием новейших методов, применяемых в Советском Союзе, в том числе тралового лова с электросветом. Богатство фауны насекомых и других беспозвоночных осложняет задачу ее инвентаризации и заставляет усиливать работу по изучению вредителей растений, паразитов животных и ресурсов полезных животных.

При Академии наук Румынской республики работает коллектив по изучению фауны Румынии в составе примерно 30 зоологов под руководством доц. Н. Ботнарюка. В настоящее время ими уже издано восемь выпусков издания «Фауна Румынской Народной Республики». Находится в печати еще восемь выпусков. Коллектив обеспечивает связь зоологов, работающих в разных учреждениях и в разных районах страны, направляя их силы на скорейшую инвентаризацию фауны. В своей работе румынские ученые постоянно используют опыт обширного издания «Фауна СССР». На этот же коллектив Академией наук возложена также работа по изучению динамики вредной и полезной фауны в полезащитных лесных полосах, которые весьма важны для Румынии, поскольку большие площади страны находятся под угрозой периодических засух.

Наиболее значительными центрами зоологических исследований являются университетские города Бухарест, Яссы и Клуж. В Бухарестском университете им. акад. Пархона кафедрой зоологии беспозвоночных руководит проф. Р. Кодряну, специалист по паразитическим инфузориям, микроспоридиям, турбелляриям и наземным равноногим рачкам. Изучаются вопросы систематики, морфологии и развития. Вместе с д-ром И. Лепши проф. Р. Кодряну подготовляет выпуски по простейшим животным в издании «Фауна Румынской Народной Республики». Кафедру зоологии позвоночных возглавляет проф. М. Думитреску, которая вместе со своими сотрудниками изучает рукокрылых, причем не только с фаунистической стороны. В частности, изучаются сравнительная анатомия и физиология рукокрылых в связи с условиями жизни в пещерах, приспособление их скелета к полету, практическое значение и другие вопросы. На кафедре гидробиологии (заведующий д-р Т. Оргидан) изучается жизнь в источниках и временных водоемах, ведутся также работы по систематике низших ракообразных. Доц. Н. Ботнарюк разрабатывает вопросы биологии планктонных организмов, в частности миграции, горизонтальное распределение планктона и бентоса по водоему, а также биологическую продуктивность дельты Дуная. Им же публикуются работы по фауне личинок тендипедид, с соответствующими морфологическими описаниями. Кафедрой энтомологии заведует проф. М. Ионеску, зоолог с широкими интересами. В настоящее время основное внимание им уделяется первичнобескрылым насекомым и орехотворкам. Описано несколько новых для науки видов, выясняется ряд экологических вопросов. Интересны различные методические приемы, применяемые при сборе материала, в частности употребление портативных складных термоэклекторов, рассчитанных на полевые условия с использованием солнечного тепла. На ветеринарном

факультете паразитологические исследования возглавляются д-ром Никулеску, деканом этого факультета. Изучаются различные гельминтозы, главным образом овец, а также эпизоотологические проблемы лептоспироза. В лаборатории ведутся также работы по протозойным заболеваниям сельскохозяйственных животных и по способам лечения различных паразитарных заболеваний.

Базой для ряда зоологических работ эколого-фаунистического направления в Бухарестском университете служит зоологическая станция в Синайе — в районе наиболее высокого в стране хребта Бучеджских гор.

Весьма интересен Бухарестский музей естественной истории, созданный энтузиастом и мастером музейного дела, известным румынским ихтиологом Г. Антипа и по справедливости носящий его имя. Этот музей, пожалуй, заслуживает специального описания. Он расположен в большом трехэтажном здании с целой серией выставочных залов. Хорошо отражена мировая фауна позвоночных. Так, например, в основной систематической коллекции по приблизительным подсчетам представлено 62 вида приматов, 25 видов сумчатых, девять видов американских неполнозубых, 61 вид копытных, 77 видов хищных млекопитающих, 25 видов водных хищников, 71 вид грызунов, 44 вида черепах, 15 видов крокодилов, 142 вида змей, 82 вида ящериц, 316 видов рыб, около 900 видов птиц и т. д. Имеется несколько залов, отражающих довольно полно животный мир Румынии, главным образом фауну позвоночных. Внимание посетителей в нижнем, сравнительно затемненном этаже привлекает серия ярко освещенных больших панорам с группами животных в виде чучел на фоне характерных ландшафтов. В частности, представлены панорамы, иллюстрирующие жизнь животных в дельте Дуная (несколько панорам), в степи, на опушке леса, в хвойном и лиственном лесу в Карпатах, на горных лугах, на берегу, на дне и в пелагиали Черного моря, в советской Арктике, панорама, изображающая битву оленя со стаей волков, и ряд других. В отдельном зале представлена остеологическая коллекция из скелетов в характерных для животных позах. Есть ряд вновь созданных тематических разделов музея, например по вопросу происхождения Земли, происхождения жизни, возникновения человека и др. В научных фондах музея сохраняется много различных коллекций, особенно велики остеологическая, ихтиологическая, ряд энтомологических. Из последних особого внимания заслуживает большая коллекция чешуекрылых, собранная и обработанная известным лепидоптерологом А. Караджа (находящимся в преклонном возрасте — 96 лет). Это одна из богатейших в Европе коллекций (свыше 200 000 экз.). Здесь же хранится и большая библиотека А. Караджа. Небольшой научный персонал музея принимает участие в изучении фауны страны (преимущественно простейших, рыб и амфибий).

Другим крупным естественно-историческим музеем в Румынии является музей в г. Сибиу, но мы не имели случая его осмотреть.

В Агрономическом научно-исследовательском институте Академии наук функционирует отдел защиты растений. Секцией энтомологии в нем руководит К. Менасаке — специалист по равнокрылым насекомым. В лаборатории этой секции проводятся испытания инсектицидов и разрабатываются меры борьбы против вредных насекомых, грызунов и птиц, изучается роль птиц как защитников растений и другие вопросы. Секцией лесной энтомологии в Институте леса руководит чл.-корр. Академии наук проф. Г. Елиеску — специалист по короедам. В его лаборатории изучается биология вредителей леса и разрабатываются меры борьбы с ними. В Институте ихтиологических исследований под руководством д-ра М. Баческу изучаются вопросы гидробиологии и биологической продуктивности внутренних водоемов. Есть секция по технике рыбного промысла и прудового рыбоводства. Следует отметить, что ихтиологические исследования в Румынии координируются Ихтиологической комиссией при Академии наук РНР.

В Клуже зоологические работы проводятся в обоих университетах, в филиале Академии наук и в Спеологическом институте Академии. Последний является своеобразным биологическим учреждением; его задачей является исследование жизни в пещерах, в источниках, в подземных и грунтовых водах, разнообразием которых отличаются прилегающие горные районы. Институт возник по инициативе известного биолога Е. Раковица. В настоящее время директором этого института является проф. О. Марку. Сотрудниками института описывается ряд новых для науки видов из числа пещерных и подземных обитателей, особенно из насекомых, низших ракообразных и червей. Изучаются также адаптации животных к своеобразной среде обитания. Много внимания в последнее время уделяется животному миру подпочвенных грунтовых вод, в той или иной степени связанных с почвенным и надпочвенным миром. Так, например, в этой среде регулярно встречаются мермитиды, находки которых позволяют пополнять довольно скудные сведения по экологии названных паразитов, поражающих преимущественно почвенных насекомых. В Клуже ведут работы по копеподам (П. Бэнереску и М. Шербан), по мермитидам (Д. Коман), по олигохетам (В. Поп), по биологии почвенных животных и по систематике равноногих рачков (проф. В. Раду), по ихтиофауне пресных вод (П. Бэнереску), по физиологии рыб (Ев. Пора) и др.

В Яссах зоологические работы ведутся на кафедре зоологии университета и в филиале Академии наук. Осуществляются при этом довольно разнообразные направления. Заведующий кафедрой проф. М. Константиняну в течение многих лет исследует фауну наездников-ихневмонид. В прошлом исключительное внимание уделялось составлению фаунистических списков и описанию многочисленных разновидностей и аномалий. В настоящее время, наряду с этими вопросами, известное место отводится изучению влияния паразита на хозяина и другим вопросам, связанным с возможностью использования наездников как средства биологического метода борьбы. Морфология и систематика тромбидиевых клещей исследуются доц. З. Фейдером. Описано много новых для науки видов и фаз развития этих клещей. Сделаны предложения по изменению систематики некоторых родов, в частности на несколько новых родов З. Фейдер разделяет род Microtrombidium Hall. В фаунистическом аспекте изучаются с охватом разных районов Румынии чешуекрылые (А. Алексинский), клопы (Борча), мухи-тахины (в лаборатории недавно скончавшегося проф. П. Шустера), из паукообразных — опилиониды (Кырдей) и другие группы. В кабинете сравнительной анатомии под руководством доц. О. Некрасов разрабатываются проблемы диспропорционального роста различных органов у рыб, главным образом частей мозга и органов чувств, в связи с условиями среды обитания и образом жизни. Наряду со статистической обработкой линейных и объемных измерений в последнее время поставлены соответствующие эксперименты. О. Некрасов проводит также палеоантропологические исследования, в которых обосновывается вывод о смешанном характере расового состава доисторической популяции человека на территории Румынии, что является контртезисом расистским устремлениям буржуазной антропологии. Ею же на черепах неолитического человека изучаются следы примитивной хирургии — трепанации черепа.

С Ясским университетом тесно связана работа морской биологической станции в Аджиже, несколько южнее Констанцы (директор — С. Карауш). Географическое положение станции весьма удобно для исследований не только собственно морской фауны, но и фауны лиманов и озер разнообразной солености. Станция располагает большим помещением с жилым фондом и лабораториями, рассчитанными примерно на обслуживание 25 приезжающих научных работников и 50—60 студентов. Лаборатории сравнительно хорошо оборудованы, в частности снабжены электричеством, газом, водопроводом с морской и пресной водой. При станции

есть библиотека и небольшой музей. Научный персонал станции выполняет работу, согласованную с тематикой Ихтиологической комиссии Академии наук РНР и вступает также в научно-тематический контакт с советскими морскими станциями на Черном море. Изучаются биологическая продуктивность соответствующего участка Черного моря и особенности локализации и перемещений промысловых рыб. Приезжающие на станцию научные работники ведут разнообразные, в общем еще мало связанные друг с другом, исследования по систематике, фаунистике и физиологии морских, солоноватоводных и отчасти даже наземных животных. Надо сказать, что количество приезжающих ученых и студентов еще мало и они не используют тех возможностей, которыми располагает станция. Отчасти это зависит от недостатков в организации экскурсионных выездов и техники сбора морской фауны и флоры. Улучшение этой техники не только расширило бы контингент обслуживаемых станцией румынских исследователей и студентов, но и создало бы предпосылки для возможного использования этой большой морской станции и зоологами соседних стран, в частности Чехословакии и Венгрии. Севернее Констанцы, в Мамае расположена морская рыбохозяйственная станция. Она сравнительно невелика, но хорошо оборудована новейшими гидрологическими и гидробиологическими приборами, частью советского производства. Для сбора материала используются рыбопромысловые сейнеры. Тематика этой станции согласована с работой Аджижской станции, причем, наряду с вопросами биологической продуктивности и миграций рыб, изучаются также новые методы и орудия промыслового лова, методы разведки рыбных скоплений и другие вопросы промысловой ихтиологии.

Приведенный беглый перечень зоологических работ, выполняющихся в Румынской Народной Республике, указывает на большой подъем этой науки в стране, охваченной социалистическими преобразованиями. Конечно, в работе еще много недостатков и трудностей. Недостаточно определились направления и крупные проблемы, планы работ еще страдают в некоторых случаях многотемностью. Еще сильно преобладает описательная работа по инвентаризации фауны, и сравнительно мало работ экспериментальных, экологических, сравнительно-анатомических и других исследований монографического профиля. Мало работ, связанных с потребностями медицины, ветеринарии и особенно охотничьего промысла. Тем не менее все эти недостатки имеют временное значение, и они успешно преодолеваются.

В своей повседневной научной работе румынские исследователи постоянно обращаются к богатейшей советской зоологической литературе и широко используют ее. Библиотеки, как правило, располагают богатым фондом новейшей советской литературы, хотя по изданиям довоенного периода имеются значительные пробелы. Многие из румынских зоологов, с кем нам приходилось встречаться, говорят или, по крайней мере, читают по-русски. Все они хорошо знают работы советских зоологов по своей специальности и высказывали многочисленные пожелания о еще более тесном контакте по линии обмена оттисками работ, научной переписки, участия в работе зоологических съездов и совещаний и публикации работ в советских журналах. Ознакомление с советской биологической литературой облегчается выходом биологических выпусков журнала «Annale româno-sovetica» (Румыно-советские записки), в которых помещаются переводы статей из советских биологических журналов, а также сводные рефераты советской литературы. Последние обсуждаются обычно и на научных заседаниях кафедр. Из печати выходят переводы советских зоологических учебников и научно-популярной литературы. В кино идут советские зоологические фильмы.

Расцвет новой жизни освобожденного румынского народа, строящего свою социалистическую культуру, ясно ощущается в области зоологической науки.

ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

ТОМ XXXIV 1955 ВЫП. 4

КРАТКИЕ СООБЩЕНИЯ

О САМОЗАЩИТЕ МЕЛКИХ ГРЫЗУНОВ ОТ ЛИЧИНОК ИКСОДОВЫХ КЛЕЩЕЙ

В. В. КУЧЕРУК, Г. А. СИДОРОВА, З. М. ЖМАЕВА

Отдел паразитологии и медицинской зоологии (зав. акад. Е. Н. Павловский) Института эпидемиологии и микробиологии им. Н. Ф. Гамалея АМН СССР

Вопросы взаимоотношений эктопаразитов и их хозяев привлекают большое внимание советских паразитологов. Особенно много в этом направлении сделали школы акад. Е. Н. Павловского и В. А. Догеля. Однако активной обороне хозяев от паразитирующих на них клещей и насекомых до настоящего времени не уделялось должного внимания. Авторы (Галузо, 1948; Дубинин, 1953), занимавшиеся изучением распределения эктопаразитов по телу млекопитающих, решающее значение придавали микроклимату отдельных участков тела и структуре кожи. Н. Г. Олсуфьев (1953) склонен до некоторой степени объяснять распределение клещей самозащитой животных, но специальных работ для обоснования своего мнения он не проводил. Одним из нас (Кучерук и др., 1955) в 1951 г. было экспериментально показано, что степень заклещевения разных видов грызунов и распределение клещей по их телу в значительной степени объясняются возможностями активной обороны зверьков. Настоящее сообщение является продолжением этих работ.

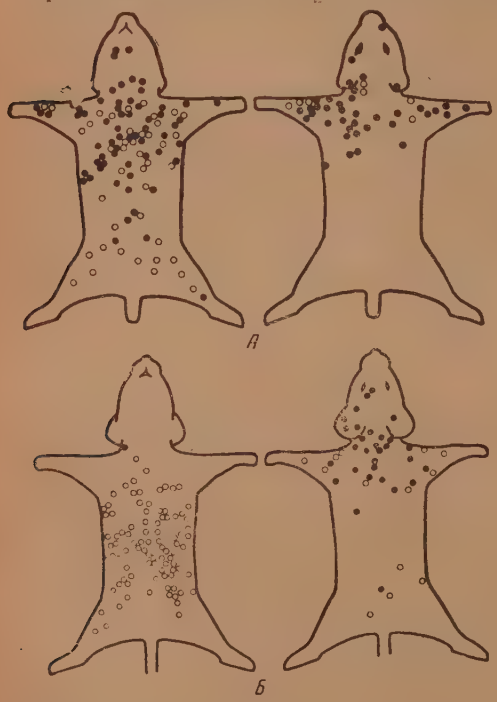


Рис. 1. Распределение счесанных (белые кружочки) и сохранившихся (черные кружочки) личинок Hyalomma asiaticum на теле степной пеструшки (*А*) и домовой мыши (*Б*)

В первой серии опытов было изучено счесывание прикрепившихся личинок Hyalomma asiaticum двумя видами грызунов — степной пеструшкой (Lagurus lagurus Pall.) и домовой мышью (Mus musculus L.). Для этого на 12 мышей и восемь пеструшек были надеты воротнички (Олсуфьев, 1941), мешающие грызунам обороняться. Зверьки были рассажены по отдельным банкам, чтобы лишить

их возможности очищать друг друга, и на каждого посажено по 20 личинок клещей. Через 2 суток (личинки H. asiaticum в наших опытах отпадали на 4—6-й день после прикрепления) все грызуны были тщательно осмотрены. Для этого зверька растягивали в деревянной рамке с помощью мягких петель, надетых на лапки. Расположение всех прикрепившихся личинок мы зарисовывали на схематическом контуре зверька. После этого со зверьков сняли воротнички. Через сутки все мыши и пеструшки были снова осмотрены, и на схематический контур нанесены сохранившиеся личинки и места, откуда они были счесаны или сгрызены зверьком. Одновременный тщательный осмотр банок, где сидели зверьки, показал, что отпавших личинок в них нет. У домовой мыши и степной пеструшки были обнаружены заметные различия в интенсивности защиты от прикрепившихся к них личинок (см. таблицу и рис. 1).

Домовые мыши избавляются от присосавшихся клещей заметно лучше пеструшек. Счесывание присосавшихся личинок происходит на разных частях тела неодинаково. Пеструшки счесывают с плеч и передних лап примерно треть присосавшихся личинок, с груди — менее половины и лишь на брюхе и в лапах — бо́льшую часть. Домовые мыши с груди и брюха счищают всех личинок, а на плечах у них остается около половины присосавшихся.

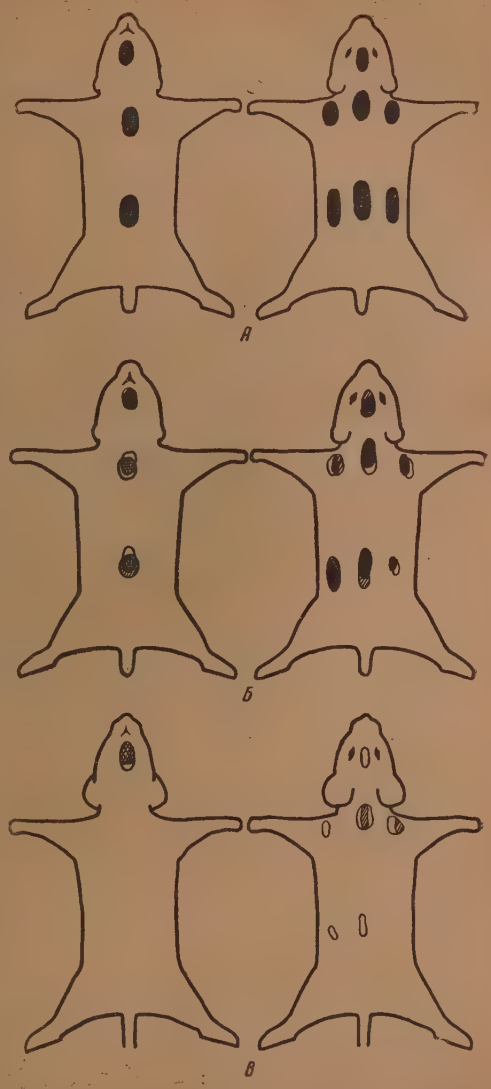


Рис. 2. *А* — схема расположения клеевых пятен; счесывание степной пеструшкой (*Б*) и домовой мышью (*В*) клеевых пятен с шерсти; различная густота штриховки обозначает степень сохранности клеевых пятен

Для того чтобы выяснить, чем объясняется лучшая самозащита мышей — их большей чувствительностью к укусам клещей или ловкостью и степенью подвижности, мы провели еще серию опытов. В 10 различных точках тела, отличавшихся количеством счесанных личинок, пяти домовым мышам и пяти степным пеструшкам совершенно одинаково на шерсть были нанесены пятна конторского клея. Через сутки зверьков осмотрели и зарисовали расположение остатков клея на шерсти. Оказалось, что, так же как и личинок клещей, степные пеструшки счесывали клей значительно хуже мышей (рис. 2). Расположение точек, откуда зверьки не смогли счесать клея, оказалось тождественно местам, где сохранились личинки. Видимо, различие в самозащите мы-

Сравнение интенсивности счесывания домовыми мышами и степными пеструшками присосавшихся личинок

Части тела	Степная пеструшка			Домовая мышь		
	Число клещей					
	присосавшихся	счесанных		присосавшихся	счесанных	
		абс.	%		абс.	%
Голова	14	4	7	11	—	—
Шея и загривок	18	1	5,5	10	—	—
Плечи и передние лапы	32	12	37,7	18	9	50
Грудь	40	18	45	39	39	100
Брюхо и пах	20	15	75	51	51	100
Задняя часть спины	—	—	—	5	4	—
Всего на зверьке	130	47	36	134	103	78

шей и пеструшек от нападения клещей в первую очередь объясняется разницей в физических возможностях зверьков. От этой же причины в основном зависит и распределение личинок и нимф по телу хозяина.

Литература

Галузо И. Г., 1948. Физические факторы местообитания иксодовых клещей, Изв. АН Казахск. ССР, серия паразитол., вып. 5.

Дубинин В. Б., 1954. Чесоточные клещи, их биология, вред в сельском хозяйстве, меры профилактики и борьбы с ними, М.

Кучерук В. В., Петров В. Г. Дунаева Т. Н., Пшеничная Л. А., Медведева М. С., Глушко Н. В., 1955. К вопросу об особенностях существования природных очагов туляремии в зоне полезащитного лесоразведения и пути оздоровления этих очагов, Вопросы краев., общ. и эксперим. паразитол. и мед. зоол., т. 9.

Олсуфьев Н. Г., 1953. К экологии лугового клеща Dermacentor pictus Herm., о происхождении его очагов и путях их ликвидации в средней полосе Европейской части РСФСР, Вопросы краев., общ. и эксперим. паразитол. и мед. зоол., т. 8.

МАТЕРИАЛЫ К ВОПРОСУ О СЕЛЬСКОХОЗЯЙСТВЕННОМ ЗНАЧЕНИИ ДУБОНОСА (COCCOTHRAUSTES COCCOTHRAUSTES L.) И ГОРЛИЦЫ (STREPTOPELIA TURTUR L.)

П. П. ОРЛОВ

Кафедра зоологии Мелитопольского государственного педагогического института

План дальнейшего развития сельского хозяйства требует знания деятельности и поведения диких животных в их отношениях к тем или иным сельскохозяйственным культурам. В настоящем сообщении мы приводим данные о вредоносном значении дубоноса для грецкого ореха и горлицы — для подсолнечника в южной степной части Украинской ССР.

В плавнях нижнего Днепра, в районе предстоящего затопления Каховским морем (Запорожье — Каховка), гнездится много дубоносов и особенно горлиц. Последние также гнездятся в байрачных лесах и в ста-

рых полезащитных полосах Правобережья. В селах этого района, особенно в Беленьком, Марьевке, Разумовке и др. Запорожской области, а также в Тарасовке, Томаковке, Струковке и др. Днепропетровской области, издавна выращивается на приусадебных участках колхозников грецкий орех, а на колхозных полях на больших площадях культивируются масличные сорта подсолнечника. Посещая указанные села в августе и сентябре 1951, 1952, 1953 гг., мы находили довольно значительное количество продолбленных плодов грецкого ореха под деревьями, а затем обнаружили их и на самих деревьях. Наблюдения показали, что повреждения плодам ореха наносят дубоносы, стаи которых по 8—15 особей часто посещают высокоствольные ореховые деревья. Плоды проклевываются в той стадии их созревания, когда толстая верхняя кожура еще плотно прилегает к скорлупе, а скорлупа еще не достигла полной твердости. В известной нам орнитологической литературе указаний на повреждение дубоносом плодов грецкого ореха мы не нашли. Во время экскурсий по полям и полезащитным полосам мы обратили внимание на значительные налеты, иногда в 200—300 особей, стай горлиц и в меньшем количестве — клинтухов и вяхирей на зрелые подсолнечниковые плантации. В указанном районе клинтух гнездится только в плавнях Днепра в дуплах старых верб, а вяхирь в значительном количестве гнездится в байрачных лесах и в плавнях. В отношении питания горлиц, клинтухов и вяхирей семенами подсолнечника есть указание Р. Н. Мекленбурцева (1953), что горлицы в тех случаях, когда имеются масличные культуры, отдают им предпочтение. В 1939 г. в этих же местах в зобах у добытых на подсолнечниках в начале сентября вяхирей мы обнаружили, кроме зерен пшеницы и проса, еще и семена подсолнечника (до 50% содержимого) (Орлов, 1941). При этом налетов клинтухов и горлиц на подсолнечниковые поля, площади которых в то время были незначительными, не наблюдалось. Следует, однако, отметить, что в эти годы в указанных местах еще оставались целинные земли, широкие склоны балок не распахивались и еще существовали переложные земли с соответствующей дикой растительностью, среди которой имелись и обширные молочайные заросли. Как нами отмечалось (Орлов, 1948), горлицы охотно питаются молочайными семенами и в определенное время могут переходить на питание исключительно ими. В настоящее время целинных и неудобных для обработки земель в указанных местах осталось очень мало, дикая растительность почти вытеснена посевами сельскохозяйственных культур и древонасаждениями на неудобных землях.

Горлицы и клинтухи в определенное время лета отдают предпочтение семенам подсолнечника уже тогда, когда в местах их обитания еще достаточно кормовых семян других культурных растений — пшеницы, проса и др. в виде падалицы на огромных посевных площадях. В большинстве зобов птиц, добытых в августе и в первой половине сентября, нами обнаружены исключительно семена подсолнечника, и только в некоторых оказалось незначительное количество зерен пшеницы и проса. Показательно содержимое зобов горлиц, добытых в самом центре плавней, куда они возвращаются после кормежек на подсолнечниковых плантациях, ближайшие из которых находятся на расстоянии 3 км от плавней. В зобу горлицы, добытой 6 сентября 1952 г., было обнаружено 156 семян подсолнечника.

Вредоносная деятельность горлиц и клинтухов продолжается с момента созревания подсолнечника и до его уборки, т. е. в местных условиях — примерно с 10 августа до половины сентября. Собираясь стаями на подсолнечниковые плантации, они усаживаются на корзинки зрелых подсолнечников и выклевывают семена. В случае перезревания подсолнечника большинство семян при выклевывании высыпается на землю; мы не наблюдали, чтобы горлицы и клинтухи (как и вяхири) собирали семена подсолнечника на земле.

На протяжении дня в налетах горлиц и клинтухов на подсолнечниковые плантации наблюдается определенный ритм. Их вылеты из плавней на кормежку в августе и сентябре начинаются примерно с 7 час. утра; приблизительно к 12 час. они летят на водопой, а к 13 час. собираются снова в плавни. Вылеты на вечернюю кормежку происходят между 16 и 17 час., а возврат в плавни начинается примерно за час до захода солнца и продолжается у отдельных стаек почти до сумерек. В приднепровской части района Запорожье — Каховка на гор иц и клинтухов охота не производится, а условия обитания весьма благоприятны для них, в связи с чем эти птицы довольно многочисленны (в особенности горлицы). Вяхирь, ввиду его малочисленности, заметного вредного значения не имеет.

В связи с обводнением плавней и предстоящим образованием Каховского водохранилища произойдут следующие изменения в перераспределении и количестве птиц. Дубонос значительно уменьшится в числе, так как окрестные сады и немногочисленные здесь байрачные леса не смогут дать приюта для гнездования всем птицам, обитающим в плавнях; клинтух исчезнет из этих мест совершенно, ввиду полного отсутствия в прилежащих местах дуплистых деревьев; вяхирь с исчезновением плавней весьма уменьшится в числе. Количество горлиц хотя, может быть, и уменьшится, но останется значительным, так как горлица займет уже выросшие здесь с 1936—1937 гг. на больших пространствах прилежащих полей полезащитные полосы и уплотнится на гнездовании в байрачных лесах.

Литература

Мекленбурцев Р. Н., 1953. Отряд голуби, Птицы Советского Союза, под общ. ред. Г. П. Дементьева и Н. А. Гладкова, т. II.

Орлов П. П., 1941. Замітки про птахів Великого лугу, Наук. зап. Черкаськ. державн. пед. ін-ту, вип. 1.— 1948. Орнітофауна Черкаського району, там же, вип. II, кн. 2.

Павловский Е. Н., 1952. Задачи зоологической науки в свете решений XIX съезда Коммунистической партии Советского Союза, Зоол. журн., т. XXXI, вып. 6.

САМЫЙ МЕЛКИЙ СИГ ИЗ ФОРМ ВИДА COREGONUS LAVARETUS В ВОДОЕМАХ СССР

И. С. ТИТЕНКОВ

Всесоюзный научно-исследовательский институт озерного и речного рыбного хозяйства

Сиги, населяющие водоемы Советского Союза, широко варьируют по своим размерам. Так, например, самый крупный баргузинский сиг (оз. Байкал) достигает длины (по Смитту) 73 см в возрасте 13+ лет (Кожин, 1949). По сообщению Г. П. Кожевникова (ВНИОРХ), встречаются баргузинские сиги весом до 10 кг. До последнего времени самым мелким сигом считался сиг, описанный П. Н. Новиковым в 1935 г. из р. Кента, системы оз. Среднего Куйто, бассейна р. Кеми. Длина этого сига колеблется от 16 до 29 см (по Смитту), в среднем 21,7 см, а вес — от 25 до 275 г, в среднем 112,8 г. Максимальный возраст — 5+ лет. Половозрелым этот сиг становится в возрасте 3+ лет. По темпу роста кентский сиг относится к медленно растущим сигам.

Собранный мною при проведении ВНИОРХ исследования на Кубенском озере (бассейн Северной Двины) в 1950 г. материал позволил установить следующие размеры сига, имеющегося в этом озере: длина (по

Смитту) в уловах колебалась от 9,5 до 23 см, в среднем 16,6 см (2328 экз.), вес — от 7 до 150 г, в среднем 58,2 г. Таким образом, сиг Кубенского озера по размерам является самым мелким сигом из всех пород этой рыбы, населяющих водоемы СССР.

В уловах 1950 г. были представлены экземпляры кубенского сига в возрасте от 1+ до 4+ лет со следующим распределением: 1+ — 11,8%, 2+ — 32,0%, 3+ — 47,7% и 4+ — 8,1%. Всего в пробе было 247 экземпляров.

Рост кубенского сига, по данным непосредственных наблюдений, характеризует табл. 1.

Таблица 1

Показатели	1+	2+	3+	4+
Средняя длина в см	9,9	15,3	18,8	21,5
Средний вес в г	9,8	37,2	77,0	112,5
Прирост в см	9,9	5,5	3,5	2,7
Прирост в г	3,8	27,4	46,8	35,5

Из табл. 1 видно, что рост сига — замедлен и жизненный цикл его непродолжителен — до 5—6 лет. Отличие в росте кубенского сига от особенно крупного баргузинского сига характеризуется сравнением, приведенным в табл. 2.

Таблица 2

Сиг	1+	2+	3+	4+	13+
	Длина в см				
Баргузинский	10,8	20,2	29,8	38,5	73,0
Кубенский	9,9	15,3	18,8	21,5	—

Питается сиг преимущественно зоопланктоном, в меньшей степени он использует бентос. Наиболее существенное значение в питании сига имеют из представителей зоопланктона босмина, битотрефес и яйца кладоцера, из бентоса — личинки хирономид.

Половозрелость у кубенского сига, сравнительно с другими породами сигов, наступает рано. Из 247 экз. у 80 особей половозрелость констатирована в возрасте 2+ (на 3-м году). Таким образом, его можно считать одним из быстро созревающих сигов этой породы. Нерестует сиг в р. Кубине, поднимаясь по ней не далее 80—100 км. 22 октября 1951 г. мною было обнаружено одно нерестилище сига в 10—12 км от устья, второе — в 20 км. Найденная на нерестилищах икра сига была оплодотворенной и развивалась. Нерест сига происходит на перекатах с быстрым течением, на глубине от 20 до 60 см, в вечернее время — примерно с 6 до 12 час. ночи. Затем ход сига в реку прекращается до следующего дня. Грунт на нерестилищах песчаный. Икра слегка приклеивается к субстрату, состоящему из древесной коры, сосновых шишек и затонувшего древесного и растительного сора, расположенного в песчаных застругах. Массовый нерест происходит в середине октября. В 1950 г. ход сига на нерест в р. Кубину начался 18 октября, при температуре воды 6° и закончился 25 октября, при температуре воды 3°. В 1951 г. нерест отмечался с 12 по 20 октяб-

ря, при температуре воды от 3,5 до 6°. После нереста сиг скатывается в озеро. Коэффициент зрелости сига в стадии IV колеблется от 16,3 до 20,6% (10 экз.). По данным А. А. Остроумова (1950), плодовитость кубенского сига колеблется от 2373 до 4829 икринок (11 экз.).

Морфологическое описание кубенского сига в настоящее время дано А. А. Остроумовым (1950), который сохранил название, данное Л. С. Бергом (1948) на основании измерений 2 экз., выполненных И. Ф. Правдиным,— Coregonus lavaretus nelmuschka Pravdin. В уловах кубенский сиг встречается круглый год, но наибольшие уловы его падают на июнь, июль, август и сентябрь, составляя в эти месяцы около 80% общего годового улова. Значительное количество сига вылавливается местным населением во время нерестового хода в р. Кубину. В это время лов сига в реке производится в основном береговыми неводами длиной от 80 до 130 м. Уловы составляют от 5 до 6 ц за притонение.

Общие годовые уловы кубенского сига доходят до 0,5 кг на 1 га, не считая потребительского лова. В 1949 г. его добыто 85 ц, в 1950 г.— 117 ц. Наибольший улов отмечен в 1944 г.— 184 ц.

Сиг Кубенского озера, несмотря на его небольшие размеры, обладает хорошими пищевыми и вкусовыми качествами; отличается ранним половым созреванием.

Литература

Берг Л. С., 1948. Рыбы пресных вод СССР и сопредельных стран.
Кожин Н. И., 1949. Байкальский сиг, Промысловые рыбы СССР.
Новиков П. Н., 1935. Новая форма озерно-речного сига системы озер Куйто, Тр. Карельск. н.-иссл. рыбохоз. станции, т. 1.
Остроумов А. А., 1950. Систематическое описание сига Кубенского озера, Тр. Вологодск. молочн. ин-та, вып. XI.

ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

ТОМ XXXIV 1955 ВЫП. 4

ХРОНИКА

КОМИССИЯ ПО ОХРАНЕ ПРИРОДЫ АКАДЕМИИ НАУК СССР

11 марта 1955 г. Президиум АН СССР принял решение о реорганизации Комиссии по заповедникам, которая существовала в Академии с 1952 г., в Комиссию по охране природы. В своем постановлении Президиум отметил, что освоение природных ресурсов сельским и лесным хозяйством, промышленностью и другими отраслями народного хозяйства СССР требует проведения мероприятий по охране природы, предусматривающих сохранение, воспроизведение и увеличение природных богатств. В связи с этим охрана природы является задачей большого государственного значения. Решение вопросов охраны природы требует активного участия ученых в разработке научных основ этого дела, в подготовке предложений для правительственных органов по охране животных, растений, лесов, водоемов, почв, по осуществлению природоохранительных мероприятий в районах крупного строительства (водохранилища, электростанции, заводы и пр.).

В Академии наук СССР научные исследования по вопросам, связанным с охраной природы, выполнялись Зоологическим, Ботаническим и Почвенным институтами, Институтом леса, филиалами, заповедниками. Деятельность последних координировалась Комиссией по заповедникам. Эта комиссия провела работу по улучшению деятельности заповедников, а также подготовила и передала руководящим органам ряд предложений по улучшению дела охраны природы в СССР (проект постановления об охране птиц, мероприятия по улучшению организационных форм руководства работами по охране природы в СССР и пр.).

Однако возросшие задачи использования природных богатств СССР потребовали как отметил Президиум АН СССР, еще большего участия Академии наук СССР, а также академий наук союзных республик в работах по содействию охране природы нашей страны. Поэтому и была организована Комиссия по охране природы.

Комиссия подчинена Отделению биологических наук АН СССР. Ей поручено осуществлять разработку научных основ охраны и воспроизводства естественных природных богатств, подготавливать рекомендации о природоохранительных мероприятиях в СССР и координировать работы различных научных учреждений по вопросам, входящим в проблему «Охрана природы и заповедное дело в СССР».

Во исполнение этих заданий комиссии предстоит организовать, а также провести своими силами уточнение сведений об объектах природы (растения и животные, ландшафты, территории наибольшего хозяйственного использования и пр.), которые требуют проведения срочных охранительных мероприятий. Ей нужно также изучить систему применявшихся в прошлом и осуществляемых в настоящее время мероприятий по регулированию охраны природы в СССР и за границей. Все эти работы являются необходимой предпосылкой для подготовки обоснованных предложений правительственным органам, министерствам и ведомствам о проведении ими практических работ по охране природы СССР.

Комиссия займется и такими вопросами, как разработка научных принципов рациональной организации сети заповедников, которая нуждается в расширении за счет отнесенных к заповедным территориям участков некоторых зон и районов.

«Охрана природы и заповедное дело в СССР» — так называется бюллетень, который будет издавать комиссия. Тематика его статей должна отражать вопросы охраны и воспроизводства леса, рыбы, наземных позвоночных, почвы, вопросы рациональной организации сети заповедных территорий и памятников природы (живой и неживой) и пр. Будем надеяться, что многие ученые примут участие в подготовке соответствующих статей для бюллетеня.

Членами Комиссии являются специалисты Академии наук СССР, академий наук союзных республик, Московского университета и других научных учреждений, а также заинтересованных министерств и ведомств (Министерство геологии и охраны недр, Министерство здравоохранения СССР, Главное управление гидрометслужбы, Главное

управление лесного хозяйства и полезащитного лесоразведения, Министерство сельского хозяйства СССР, Главрыбвод, Министерство рыбной промышленности СССР, Министерство высшего образования СССР, Министерство просвещения РСФСР).

Исполнение обязанностей председателя комиссии возложено на д-ра биол. наук, проф. Г. П. Дементьева.

Л. К. Папошников

* * *

Осенью 1955 г. в Зоологическом институте АН СССР состоится орнитологическая конференция, посвященная памяти выдающегося русского орнитолога — академика М. А. Мензбира.

Работой конференции предполагается охватить основные и ведущие вопросы современной орнитологии как теоретического, так и прикладного значения. В связи с этим намечаются секции: 1) систематики, фаунистики и орнитогеографии, 2) экологии птиц, 3) перелетов, 4) морфологии и палеорнитологии, 5) охраны и хозяйственного использования птиц. Предположено также устройство выставки рисунков и фотографий птиц.

СОДЕРЖАНИЕ

Матвеев Б. С. История зоологических наук в Московском университете за двести лет (1755—1955) 701
Рустамов А. К. К вопросу о понятии «жизненная форма» в экологии животных 710
Кобахидзе Д. Н. Численность некоторых беспозвоночных в красноземах чайных плантаций Грузии 719
Никольский Г. В. Об изменчивости организмов 723
Калабухов Н. И. Эколого-физиологические особенности «жизненных форм» грызунов лесостепи и степей левобережья Украины и Европейской части РСФСР 734
Райков И. Б. Деление и реорганизационные процессы у инфузории Trachelocerca phoenicopterus Cohn (Holotricha) 747
Молев Е. В. К вопросу о наличии клинических онхоцеркозных очагов лошадей и их связи с мокрецами 760
Положенцев П. А. К фауне Mermithidae (Enoplida: Dorylaimata) СССР . . 770
Старк В. Н. Задержка в развитии у древоядных видов насекомых и значение ее для определения возрастного состава и сроков вылета популяции . . . 775
Флоров Д. Н. Происхождение (становление) энтомофауны тайги 789
Коссобутский В. И. Изучение действия фосфорорганических инсектицидов на хлебного клопа (Eurygaster integriceps Put.) при помощи методики меченых атомов 800
Гусев Г. В. Соевый листоед (Luperodes menetriesi Fald.) как вредитель сельскохозяйственных культур на Сахалине 806
Болдаруев В. О. Плодовитость и пищевая специализация сибирского шелкопряда (Dendrolimus sibiricus Tshtv.) 810
Савченко Е. Н. Обзор палеарктических видов комаров-долгоножек (Diptera, Tipulidae) из группы Tipula aino Alex. 822
Световидов А. Н. О соединении плавательного пузыря с ушными капсулами у рыб семейства Sparidae и о значении его для системы 837
Бирштейн Я. А. и Виноградов М. Е. Заметки о питании глубоководных рыб Курило-Камчатской впадины 842
Сыроватский И. Я. Влияние осолонения на размножение пресноводных и полупроходных рыб в Веселовском водохранилище 850
Замбриборщ Ф. С. О морфологическом сходстве близких видов скумбрии и биологических различиях в пределах вида Scomber scombrus L. 861
Водяницкий В. А. и Пчелина З. М. О своеобразных боковых органах на хвосте хамсы 869
Карташев Н. Н. О приспособительном значении возрастных изменений пропорций конечностей у чистиковых птиц 871
Рольник В. В. Инкубация яиц гаги (Somateria mollissima L.) 885
Воробьев К. А. Материалы к орнитологической фауне Бадхыза (Юго-Восточная Туркмения) 898
Вишняков С. В., Дукельская Н. М., Иванова В. В. Относительный учет численности грызунов в городских условиях 902
Шварц С. С. Биология землероек лесостепного Зауралья 915
Крыльцов А. И. Размножение стадных полевок и степных пеструшек в Северном Казахстане 928
Скуфьин К. В. О зоологических работах в Румынской Народной Республике . 943

Краткие сообщения

Кучерук В. В., Сидорова Г. А., Жмаева З. М. О самозащите мелких грызунов от личинок иксодовых клещей 948
Орлов П. П. Материалы к вопросу о сельскохозяйственном значении дубоноса (Coccothraustes coccothraustes L.) и горлицы (Streptopelia turtur L.) . . . 950
Титенков И. С. Самый мелкий сиг из форм вида Coregonus lavaretus в водоемах СССР 952

Хроника

Т-06126 Подписано к печати 13. VII. 1955 г. Тираж 3600 экз. Зак. 1336
Формат бумаги 70×108¹/₁₆. Бум. л. 8 Печ. л. 21,92+4 вкл. Уч.-изд. л. 25,0

2-я типография Издательства Академии наук СССР. Москва, Шубинский пер., 10

Цена 22 руб. 50 коп.

ИЗДАТЕЛЬСТВО АКАДЕМИИ НАУК СССР

КОНТОРА «АКАДЕМКНИГА»

ИМЕЮТСЯ В ПРОДАЖЕ КНИГИ

Скрябин К. И., акад., *Шихобалова Н. П.*, *Мозговой А. А.* **Оксиураты и Аскаридаты.** (Определитель паразитических нематод. Том II. Под ред. акад. К. И. Скрябина). 1951. 632 стр. с илл. Ц. 36 р. в переплете.

Скрябин К. И., акад., *Шихобалова Н. П.*, *Щульц Р. С.*, *Попова Т. П.*, *Боев С. Н.*, *Делямуре С. Л.* **Стронгиляты.** (Определитель паразитических нематод. Том III. Под ред. акад. К. И. Скрябина). 1952. 890 стр. с илл. Ц. 56 р. в переплете.

Скрябин К. И., акад., **Трематоды животных и человека. Основы трематодологии. Том II.** 1948. 600 стр. с илл. Ц. 28 р. 90 к. в переплете.

Скрябин К. И., акад. **Трематоды животных и человека. Основы трематодологии. Том III.** 1949. 624 стр. с илл. Ц. 28 р. в переплете.

Скрябин К. И., акад. **Трематоды животных и человека. Основы трематодологии. Том IV.** 1950. 496 стр. с илл. Л. 24 р. в переплете.

Скрябин К. И., акад. **Трематоды животных и человека. Основы трематодологии. Том V.** 1951. 624 стр. с илл. Ц. 30 р. 40 к. в переплете.

Скрябин К. И., акад. **Трематоды животных и человека. Основы трематодологии. Том VI.** 1952. 760 стр. с илл. Ц. 35 р. 65 к. в переплете.

Скрябин К. И., акад. **Трематоды животных и человека. Основы трематодологии. Том VII.** 1952. 762 стр. с илл. Ц. 36 р. в переплете.

Скрябин К. И., акад. **Трематоды животных и человека. Основы трематодологии. Том VIII.** 1953. 618 стр. с илл. Ц. 30 р. 25 к. в переплете.

Скрябин К. И., акад. **Трематоды животных и человека. Основы трематодологии. Том IX.** 1954. 656 стр. Ц. 31 р. 40 к. в переплете.

Скрябин К. И., акад. **Трематоды животных и человека. Основы трематодологии. Том X.** 1955. 656 стр. Ц. 30 р. 70 к. в переплете.

Книги продаются в магазинах «Академкнига», а также высылаются по почте наложенным платежом.

Заказы направлять по адресу: Москва, ул. Куйбышева, 8, Контора «Академкнига».